ISSN 0006–8136

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 76





12
ДЕКАБРЬ



„НАУКА"
С.-ПЕТЕРБУРГСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
1991

ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

Издается 12 раз в год

Основан в декабре 1916 г.

Зав. редакцией *И. В. Румянцева.* Технический редактор *Г. А. Смирнова*
Корректоры *Ф. Я. Петрова* и *Г. А. Самаковская*

Сдано в набор 11.09.91. Подписано к печати 21.04.92. Формат бумаги 70×100 $^1/_{16}$.
Бумага офсетная № 1. Фотонабор. Гарнитура таймс. Печать офсетная. Усл. печ. л. 14.95.
Усл. кр.-отт. 15.35. Уч. изд. л. 17.52. Тираж 1606. Тип. зак. 1525. С 93.

Ордена Трудового Красного Знамени издательство «Наука», Санкт-Петербургское отделение
199034, Санкт-Петербург, В-34, Менделеевская линия, 1
«Ботанический журнал», тел. 350-72-49.

Ордена Трудового Красного Знамени Первая типография издательства «Наука».
199034, Санкт-Петербург, В-34, 9 линия, 12

Ботаническое общество поздравляет свой журнал с юбилеем. Поздравляет прежде всего с тем, что журнал выдержал с честью все испытания и сумел противостоять продолжавшемуся более семи десятилетий давлению чудовищной тоталитарной системы. Молодому поколению ботаников трудно представить себе жестокую и кровавую тиранию тех окаянных десятилетий, которую пережил наш журнал, сохранив при этом достоинство подлинно научного издания. Если даже журналу иногда и приходилось под давлением партийных властей печатать политические передовицы и даже портреты «вождей», это мало отразилось на его научном содержании. Несмотря на жесточайшую цензуру и постоянный надзор со стороны агрессивно-невежественного партийного аппарата и его репрессивных структур, журнал не сделал уступок лженауке. Более того, «Ботанический журнал» сыграл поистине выдающуюся роль в борьбе с лысенковщиной и другими, поддерживаемыми коммунистической партией лженаучными учениями. Это было трудно и очень опасно, так как лысенковщина была духовно близка к тоталитарной идеологии марксизма-ленинизма, была в сущности марксизмом-ленинизмом в науке. Нельзя поэтому приписывать это социальное явление каким-то отдельным личностям, какими могущественными они бы ни были. Лысенковщина и все связанное с ней были запрограммированы в государственной идеологии.

Ботанический журнал, его редакционные коллегии, его авторы и читатели могут гордиться тем, что, несмотря ни на что, он устоял и неизменно играл роль ведущего ботанического издания в нашей стране. Были попытки коренным образом изменить его направление, были даже попытки закрыть его, но журнал выстоял. Сейчас, когда вспоминаются жестокие репрессии, травля, арест и гибель многих крупнейших ученых страны, лысенковские погромы лабораторий и целых институтов, кажется почти невероятным, что журнал не только сохранился, но и не потерял свое лицо. Произошло это только благодаря тому, что сообщество ботаников оказало героическое сопротивление лженауке, сопротивление, которое, к сожалению, не обошлось без жертв, в том числе самых тяжелых. Но к чести ботаников, среди нас не было пятой колонны, среди настоящих ученых не было предателей научной истины.

Теперь, когда наш народ покончил с проклятым прошлым, когда страна стала свободной, перед «Ботаническим журналом» открываются самые широкие перспективы и его авторитет в мировой науке возрастет еще больше.

Президент Ботанического общества
академик *А. Л. Тахтаджян*

УДК 58 (05)

М. Э. Кирпичников

ТРИ ЧЕТВЕРТИ ВЕКА НА СЛУЖБЕ НАУКЕ (К 75-ЛЕТИЮ «БОТАНИЧЕСКОГО ЖУРНАЛА»)

M. E. KIRPICZNIKOV. THREE QUATERS OF A CENTURY DEVOTED TO SCIENCE (75 YEARS OF THE «BOTANICHESKY JOURNAL»)

Первый номер журнала вышел под эгидой Русского Ботанического Общества в конце 1916 г. Теперь журнал продолжает издаваться Всесоюзным Ботаническим обществом, объединяющим всех ботаников страны.

В вышедших к настоящему времени 75 томах «Ботанического журнала» содержится огромный массив информации по всем разделам ботанической науки. Программа журнала в настоящее время включает в себя оригинальные и обзорные статьи, систематические обзоры и описание новых таксонов, сведения о флористических находках и числах хромосом, материалы по охране природы, заметки по истории науки, юбилейным и памятным датам и другие разделы, охватывающие все области ботаники. Кроме того, заметное место занимает хроникальная часть, где освещается деятельность Всесоюзного Ботанического общества, а также различных ботанических учреждений страны.

Периодическому органу отечественных ботаников, ныне носящему название «Ботанический журнал», исполнилось 75 лет.

Нестираемый временем след сохраняется в огромном массиве сведений, заключенных в 75 томах журнала. На более чем 83 тыс. стр.[1] мы встречаем имена ученых, составляющих гордость нашей науки, а также имена огромной когорты тружеников, чьи статьи заметно обогатили арсеналы ботаники.

Решение об издании журнала было принято на заседании вновь организованного Русского Ботанического Общества 21 декабря 1915 г., а через год — 10 декабря 1916 г. вышел в свет первый, сдвоенный номер «Журнала Русского Ботанического Общества при Императорской Академии Наук» (рис. 1).[2] Его редакционный комитет составили И. П. Бородин, Н. А. Буш, В. Л. Комаров, С. П. Костычев и В. Н. Сукачев.

В дальнейшем журнал несколько раз менял свое название,[3] пока в 1948 г. (с 33-го тома) за ним не закрепилось современное наименование «Ботанический журнал».

У «Журнала Русского Ботанического Общества» (далее — ЖРБО) были предшественники. Достаточно вспомнить, например, «Русский Ботанический журнал», издававшийся Б. А. Федченко[4] с 1908 по 1915 г. Программа этого издания (см. «Объявление» в 1-м томе) обширна и интересна. Однако руководимый Федченко журнал, несмотря на его название и программу, не стал «всероссийским», что, напротив, характерно для ЖРБО уже с первых его томов. Следует еще иметь

[1] Это примерно в 4 раза превышает объем 30-томного (с 2 указателями) фундаментального труда «Флора СССР», содержащего 22 тыс. стр., формата Ботанического журнала, но напечатанного более крупным шрифтом.

[2] Выражаю благодарность Г. И. Петровой за ее участие в подготовке фотографий для данной статьи.

[3] О названиях журнала с 1916 по 1947 г. см.: Д. В. Лебедев и С. Ю. Липшиц. Библиографический справочник по «Ботаническому журналу» // Бот. журн. 1956. Т. 41. № 12. С. 1740, 1742.

[4] Первый том был издан Б. А. Федченко совместно с А. А. Еленкиным и А. Ф. Флеровым.

Томъ 1. 1916. № 1—2.

ЖУРНАЛЪ
РУССКАГО
БОТАНИЧЕСКАГО ОБЩЕСТВА

при ИМПЕРАТОРСКОЙ Академіи Наукъ.

СОДЕРЖАНІЕ:

I. Оригинальныя статьи.

ПЕТРОГРАДЪ.

Типографія А. Бенке, Новый переулокъ № 2.

1916.

Изданъ 10 декабря 1916.

JOURNAL DE LA SOCIÉTÉ BOTANIQUE DE RUSSIE.

Рис. 1. Журнал Русско́го Ботанического Общества. 1916. Т. 1. № 1—2. Первая страница обложки.

в виду, что ко времени появления ЖРБО, т. е. к исходу 1916 г., и в 1917 г. прекратили свое существование в связи с военным временем подавляющее большинство выходивших в стране периодических изданий по ботанике: «Ботанические записки», «Вестник русской флоры» и др.

Обстановка, на фоне которой журнал начинал свою работу, определялась прежде всего состоянием отечественной ботаники к 1915 г. и положением страны к этому же времени и в последующие несколько лет.

Журнал начал выходить в свет, когда русская ботаническая наука высоко котировалась в международном сообществе ботаников. Широкое признание получили микологические исследования М. С. Воронина (иностранного члена Лондонского Королевского Общества); в 1898 г. С. Г. Навашиным было открыто двойное оплодотворение — явление, имеющее важнейшее значение не только для цитоэмбриологии, но и для ботаники в целом; в 1905 и 1909 г. К. С. Мережковским и в 1907 г. А. С. Фаминцыным впервые была обоснована теперь широко распространенная гипотеза о симбиогенезе; немало исследований наших ботаников было опубликовано на страницах известных журналов западной Европы, что сделало их имена повсеместно известными; нередким стал перевод ботанических трудов с русского на иностранные языки (например, книг К. А. Тимирязева, В. И. Палладина, С. П. Костычева). О высоком уровне отечественной науки того времени свидетельствуют и многие публикации, появившиеся еще в первых номерах журнала и до сих пор не утратившие своего значения.

Между тем, к началу выхода в свет первых томов журнала обстановка в России была крайне тяжелой. Она определялась участием страны в Первой мировой войне, последовавшей за ней Гражданской войной, а затем и годами разрухи. В таких условиях печатать журнал было очень нелегко. Редакция планировала выход 8 номеров в год, не менее чем по 4 печатных листа в каждом. Фактически же в связи с трудностями военных и послевоенных лет периодичность была иной. Первые 2 тома содержали по 2 сдвоенных номера, а тома с 3-го по 9-й (за 1917—1924 гг.) представляли собой 1-томные ежегодники (хотя на 3-м и 4-м из них указано: «№ 1—4»).

О трудностях, которые переживал журнал, свидетельствует извещение на внутренней стороне обложки 3-го тома: «Согласно постановлению Совета Общества, в виду тяжелых условий печатания, за 1917 г. издано лишь 4 нумера», а в следующем томе до сведения читателя доводилось, что «... в виду тяжелых условий все вышедшие томы продаются только учреждениям».

Заслуживает упоминания такой мало кому известный факт. В первые послереволюционные годы, когда сообщение с Петроградом было сильно затруднено, несколько региональных отделений Общества организовали печатание своих журналов, как бы дочерних по отношению к центральному органу, но тесно с ним связанных. Таких изданий было 3.

1. «Журнал Новочеркасского Отделения Русского Ботанического Общества». Том 1. Вып. 1. Новочеркасск, 1919. 64 с. (рис 2).

В предисловии («От редакции») к этому единственному изданному выпуску проф. В. М. Арциховский писал: «Отделение смотрит на свой журнал лишь как на временное ответвление „Журнала Русского Ботанического Общества“, и поэтому издание ведется по тому же плану и, по возможности, с сохранением той же внешности». Редактор ЖРБО И. П. Бородин приветствовал выход журнала в Новочеркасске: «При невероятно тяжелых условиях печатания текущего (увы, столь долгого) „момента“, можно горячо поблагодарить Новочеркасское отделение Общества за столь существенную помощь» (ЖРБО. 1920. Т. 4. С. 213).

2. «Известия Томского Отделения Русского Ботанического Общества» (тома 1—3); с 4-го — «Известия Томского Отделения Всесоюзного Ботанического Общества».

Вопрос об издании «Известий...» обсуждался на заседании Томского отделения Русского Ботанического общества в мае 1919 г., причем было решено выпускать их «... по образцу центрального академического органа, носящего название: „Журнал Русского Ботанического Общества“, сохранив, по возможности, верхнюю обложку, шрифт и общую программу содержания» (Изв. Томского отд. РБО. 1921. Т. 1. С. 48).

Томъ I. 1919. **Вып. I.**

ЖУРНАЛЪ
Новочеркасскаго Отдѣленія
РУССКАГО
БОТАНИЧЕСКАГО ОБЩЕСТВА

СОДЕРЖАНІЕ:

I. Оригинальныя статьи. Стр.

НОВОЧЕРКАССКЪ.
Типографія бывш Т-ва «Время».
1919.

ИЗДАНЪ
23 декабря 1919 г.

**JOURNAL
DE LA SECTION DE NOVOTCHERKASSK
DE LA SOCIÉTÉ BOTANIQUE DE RUSSIE**

Рис. 2. Обложка журнала Новочеркасского отделения Русского Ботанического Общества. Т. 1. Вып. 1.

С большими перерывами 5 томов томских «Известий..» выходили с 1921 по 1964 г.[5]

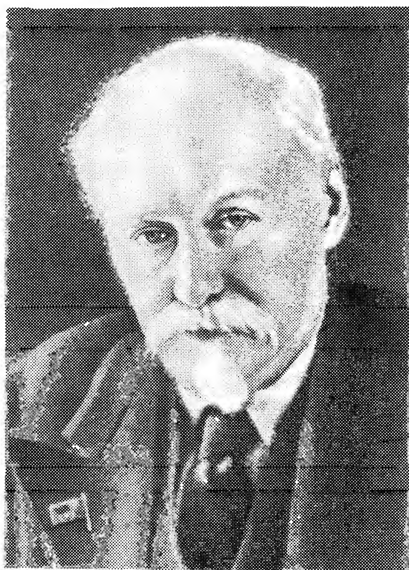
В журнале Томского отделения были опубликованы важные работы по ботанической географии и систематике Алтая и Сибири, написанные П. Н. Крыло-

[5] Том 1. № 1—2. Томск, 1921. 50 с.+ 2 карты; Том 2. № 1—2. Томск, 1927. 88 с.; Том 3. № 1—2. Томск, 1931. 162 с.+ вклейка (портрет П. Н. Крылова); Том 4. Новосибирск, 1959. 152 с.; Том 5. Красноярск, 1964. 162 с.

Рис. 3. Президенты Общества — главные редакторы журнала.



Иван Парфеньевич Бородин



Владимир Леонтьевич Комаров



Владимир Николаевич Сукачев



Евгений Михайлович Лавренко

вым (первым редактором журнала), В. В. Сапожниковым, В. В. Ревердатто, Б. К. Шишкиным, Л. П. Сергиевской (ответственным редактором последних 2 томов), Н. Н. Лавровым, Л. В. Шумиловой и др.

3. «Журнал Московского отделения Русского Ботанического Общества». Том 1. Москва, 1922. № 4. 112 с.

В предисловии («От редакции») о журнале сказано: «По мысли Отделения издание должно рассматриваться, как дополнение к основному Журналу Русского Ботанического Общества с той же, в общем, программой и сохранением, по возможности, той же внешности».



Армен Леонович Тахтаджян

В первом и единственном вышедшем в свет томе помимо статей К. И. Мейера, В. В. Алехина и др., а также рефератов русских, немецких и французских работ обращает на себя внимание любопытный раздел «Из ботанической жизни провинции», где рассказано о деятельности ботаников Воронежа, Симферополя и Ташкента.

В отчете о деятельности Московского отделения Общества за 1923 г. есть сообщение о том, что 2-я книга московского журнала была сдана для напечатания в Госиздат (ЖРБО. 1923, 1924. Т. 8. С. 258), однако в свет она не вышла.

Оценивая ретроспективно историю журнала, следует отметить, что все без исключения Президенты Общества, бывшие одновременно главными редакторами журнала (рис. 3), уделяли ему исключительно большое внимание. Здесь необходимо прежде всего вспомнить имя его фактического создателя — И. П. Бородина — первого Президента Общества и первого главного редактора. Он не жалел ни сил, ни времени на журнал, лично его редактировал, читал все корректуры и, кроме того, вместе с В. А. Траншелем вел большую работу по ботанической библиографии.

Традиция внимательнейшего отношения к журналу была продолжена В. Л. Комаровым. В 1930 г. после кончины И. П. Бородина Комаров был избран Президентом Общества и главным редактором журнала, в редколлегию которого он входил еще с 1916 г. (т. е. уже с 1-го тома). Несмотря на крайнюю занятость и перегруженность (он занимал высокие административные должности), Комаров продолжал уделять журналу много внимания. Благодаря его энергии, а также деятельности С. Ю. Липшица (заместителя главного редактора в 1942—1945 гг.) журнал, издававшийся тогда в Москве, беспрерывно выходил в свет даже в годы Великой Отечественной войны.

После кончины В. Л. Комарова (1945 г.) Президентом Общества был избран В. Н. Сукачев, тогда же возглавивший журнал. Годы, когда он руководил журналом, были особенно трудными для отечественной науки. «Железный занавес» был прочно закрыт. Пресловутая «борьба с космополитизмом» привела к запрету публикации резюме и оглавления журнала на иностранных языках (это продолжалось с № 5 за 1947 г. до 1956 г.). Однако особый вред биологии в целом, включая, естественно, ботанику, наносили «идеи», насаждаемые Т. Д. Лысенко и поддерживаемые правительственными кругами. Несмотря на всю опасность, с которой в ту пору было связано высказывание каких-либо положений, расходящихся с официально признанными догмами, именно при Сукачеве в журнале была начата дискуссия по общим вопросам биологии, длившаяся с 1952 по 1958 г. и сыгравшая исключительную роль в освобождении науки от гнета лысенковщины (подробнее см. далее).

С 1959 по 1965 г. главным редактором журнала был В. Ф. Купревич. При нем издание, подвергавшееся жесткой цензуре, было поневоле более сдержанным. Явное противостояние догматизму и схоластике было невозможным, но журнал продолжал оставаться источником доброкачественной информации.

ЖУРНАЛЪ
РУССКАГО
БОТАНИЧЕСКАГО ОБЩЕСТВА
при Императорской Академіи Наукъ.

Издается Обществомъ по слѣдующей программѣ:

1) оригинальныя статьи по всѣмъ отраслямъ Ботаники на русскомъ языкѣ съ французскимъ резюме, 2) обзоры по отдѣльнымъ научнымъ вопросамъ, 3) рефераты новыхъ русскихъ и важнѣйшихъ иностранныхъ работъ, 4) библіографическій указатель по всѣмъ отраслямъ Ботаники, 5) хроника научной жизни, 6) личныя извѣстія, 7) приложенія (отчеты о дѣятельности Общества и т. п.). Восемь нумеровъ въ теченіе академическаго года, по 4—5 листовъ въ каждомъ, составятъ два тома. Цѣна по подпискѣ **15** руб. въ годъ, **8** руб. за томъ. Дѣйствительные (и почетные) члены, согласно § 7 Устава, получаютъ всѣ изданія Общества безплатно.

Адресъ редакціи: Петроградъ, Академія Наукъ, Ботаническій Музей.

И. Бородинъ, Н. Бушъ, В. Комаровъ, С. Костычевъ, В. Сукачевъ (члены временнаго Бюро Общества, составляющіе редакціонный Комитетъ).

Avis de la rédaction. Le «Journal» est l'organe de la «**Société Botanique de Russie**», nouvellement constituée et attachée à l'Académie **Impériale des Sciences de Petrograd.** Les articles originaux sont accompagnés d'un **résumé en langue française. Huit numéros par an formant deux volumes. Prix de l'abonnement pour la Russie 16,** pour l'Étranger **18** roubles. Adresse: Petrograd, **Musée Botanique de l'Académie des Sciences.**

Рис. 4. Журнал Русского Ботанического Общества. 1916. Т. 1. № 1—2, вторая страница обложки. Первая программа журнала.

14 лет — с 1966 по 1979 г. журнал возглавлял Е. М. Лавренко,[6] бывший еще с 1963 г. Президентом Общества. Подобно своим предшественникам Лавренко считал издание журнала важнейшим звеном в деятельности Общества. При нем начиная с 1967 г. (том 52) в течение нескольких лет публиковались статьи,

---

[6] Формально Е. М. Лавренко в качестве главного редактора указан на обложках журнала с № 1 за 1967 г. по № 8 за 1979 г.

подводящие итоги деятельности ботанических учреждений страны за 50 лет (1917—1967 гг.), а также развития отдельных дисциплин.[7] В журнале опубликовано много материалов, характеризующих состояние гербариев.[8] Появилась информация о международных съездах, конференциях и симпозиумах.

С 1980 г. главным редактором становится А. Л. Тахтаджян — Президент Общества с 1973 г. Он прилагает много усилий для придания журналу современного уровня. При особом внимании журнала к новым или развивающимся областям видное место в нем занимают классические дисциплины. Многие старые разделы журнала стали выделяться более отчетливо, а некоторые разделы были созданы впервые («Систематические обзоры и новые таксоны», «Числа хромосом» и др.). Изменена и обложка: вместо невыразительной голубовато-серой она стала более яркой, двуцветной. Одним словом, главным редактором предпринимаются все возможные меры для того, чтобы журнал занимал достойное место среди лучших в мире аналогичных изданий.

Первая программа журнала (рис. 4) была опубликована на обороте обложки 1-го тома (1916 г.). Долгое время она состояла из следующих основных разделов:
— оригинальные статьи по всем разделам ботаники;
— обзоры по отдельным научным вопросам;
— флористические заметки;
— рефераты новых русских и важнейших иностранных работ;
— библиография (библиографические указатели по всем разделам ботаники; обозрение иностранных журналов и т. п.);
— хроника;
— личные известия;
— официальная часть.

Развитие новых областей науки, остро вставшие вопросы охраны природы, усиления международных связей и другие изменения, происходящие как в науке, так и в окружающей действительности, привели к необходимости расширить рамки программы и сделать ее более разнообразной.

Структура журнала, сложившаяся в последние десятилетия, включает в себя следующие разделы:
— обзорные статьи;
— оригинальные статьи;
— сообщения;
— систематические обзоры и новые таксоны;
— флористические находки;
— методика ботанических исследований;
— охрана растительного мира;
— числа хромосом;
— история науки;
— юбилеи и даты;
— потери науки;
— критика и библиография;
— ботанические путешествия;
— наука за рубежом;
— хроника;
— во Всесоюзном Ботаническом обществе;
— письма в редакцию.

Прослеживая тематику журнала с 1-го до 76-го тома (1991 г.), можно отметить определенные изменения. В первую очередь это объясняется выходом

---

[7] См., например, статью С. В. Мейена по итогам изучения палеозойских флор за 50 лет (Т. 52. 1967. № 12. С. 1701—1712).

[8] Итоговая статья о состоянии гербариев страны была опубликована В. И. Грубовым и Л. А. Сергиенко в Ботаническом журнале (Т. 73. 1988. № 10. С. 1507—1511).

в свет новых периодических изданий по ботанике. Так, в Киеве с 1931 г. печатается «Український ботаничний журнал»; в Москве выходят с 1954 г. «Физиология растений», а с 1969 г. «Физиология и биохимия культурных растений»; в Ленинграде печатаются с 1965 г. «Растительные ресурсы», а с 1967 г. «Микология и фитопатология». Эти и другие издания позволили несколько разгрузить Ботанический журнал от публикации многих статей по частным и очень специальным вопросам. Если, например, в первых томах удельный вес работ по физиологии и биохимии растений был весьма значителен, то теперь он заметно снизился, поскольку преобладающая часть материалов по этой тематике публикуется в упомянутых выше специализированных журналах.

Долгое время, а в особенности в то время, когда главой журнала был И. П. Бородин, очень большое внимание уделялось ботанической библиографии. Бородин сам принимал деятельное участие в этом разделе. Превосходно составленная им библиография русской ботанической литературы (ЖРБО, тома 1, 2, 4), позднее продолженная совместно с В. А. Траншелем (тома 7, 9, 10—12), превышает 400 стр. В библиографии, помещенной в 7-м томе, дан перевод приводимых работ на иностранные языки, чтобы сделать «... нашу библиографию доступной и заграничным ученым». Два больших обзора — по фитогеографии России за 1915—1917 гг. (ЖРБО, том 3) и по флоре и растительности Крыма, Кавказа и Закавказья с 1920 по 1929 г. (ЖРБО, том 14) — были составлены Н. А. Бушем.

Всячески радея за успех и престиж отечественной ботаники, Бородин в то же время пытался держать открытым «окно на Запад». В меру возможности он старался знакомить наших ботаников с зарубежной литературой, а она, хотя и с трудом, и в ограниченном масштабе, все же доходила до Петрограда даже в годы войны и в первые послевоенные годы. С этой целью Бородин трижды опубликовал в ЖРБО (тома 3—5) «Обозрение иностранных журналов».

Знакомству с отечественной и зарубежной литературой во многом способствовал раздел «Рефераты». Занимая сравнительно немного крайне дефицитного места, он давал возможность ознакомиться со значительным числом источников. Особенно много рефератов было составлено Н. А. Бушем, С. Д. Львовым, В. А. Поддубной-Арнольди, Н. Н. Воронихиным, А. А. Гроссгеймом и др. К сожалению, теперь рефераты в журнале практически исчезли. Их вытеснили более или менее обширные рецензии, но их число в каждом номере ограничено обычно всего 2—3 названиями.

В 30-х годах библиография в журнале утратила свое прежнее заметное место. В значительной мере это было обусловлено тем, что хорошо поставленная библиографическая информация осуществлялась И. А. Олем и Г. В. Домрачевым в журнале «Советская ботаника», который выходил в свет в 1933—1947 гг., а в 1948 г. был слит с Ботаническим журналом.

Возрождением библиографии на своих страницах журнал прежде всего обязан Д. В. Лебедеву, который, кроме многочисленных отдельных библиографических заметок, систематически публиковал обзоры «Советская ботаническая литература» (с 1949 по 1954 г.) и «Новые советские книги по ботанике» (1956—1957 гг.). После 1957 г. в раздел «Критика и библиография», имеющийся почти в каждом номере журнала, включаются практически только рецензии.

Д. В. Лебедеву совместно с С. Ю. Липшицем, а затем с К. Б. Архаровой принадлежат 2 очень важных, отлично продуманных библиографических справочника по Ботаническому журналу.[9]

В настоящее время остро встает вопрос о необходимости составления библиографии томов 51—75, и очень хочется пожелать нынешней редколлегии осуществить такое издание.

---

[9] Лебедев Д. В. и Липшиц С. Ю. Библиографический справочник по «Ботаническому журналу». Тома I—XL. 1916—1955 гг. Бот. журн. 1956. Т. 41. № 12. С. 1735—1871; Архарова К. Б. и Лебедев Д. В. Библиографический справочник по «Ботаническому журналу». Тома 41—50. 1956—1965 гг. Л.: Наука, 1969. 132 с.(Академия наук СССР, Всесоюзное Ботаническое общество).

232

Личныя извѣстія.

— Почетный президентъ Русскаго Ботаническаго Общества, академикъ А. С. Фаминцынъ, несмотря на свой преклонный возрастъ, прекрасно перенесъ въ концѣ декабря тяжелую операцію (заворотъ кишки); въ настоящее время онъ вполнѣ поправился и возобновилъ свою научную дѣятельность. Онъ, а также президентъ того же Общества, академикъ И. П. Бородинъ избраны въ почетные члены Московскаго Сельско-Хозяйственнаго Института.

— Профессоръ ботаники Пгр. Лѣсного Института Л. А. Ивановъ избранъ директоромъ этого Института.

— Въ концѣ 1916 г. исполнилось 30-лѣтіе научной дѣятельности профессора географіи Новороссійскаго университета, извѣстнаго ботаника Гавріила Ивановича Танфильева. Совѣтъ Новороссійскаго Общества Естествоиспытателей, имѣя въ виду почтить своего президента по поводу его заслуженнаго юбилея, извѣщаетъ Ученыя Учрежденія и Общества, друзей и почитателей Г. И. Танфильева о предстоящемъ чествованіи, которое предположено 24 марта 1917 г. въ засѣданіи Общества. Телеграммы и письма просятъ направлять по адресу: Одесса, Университетъ, Зоотомическій Кабинетъ. Вице-президентъ Д. Третьяковъ. Секретарь В. Лебедевъ.

— Товарищъ президента Р. Бот. Общества, заслуж. проф. С. Г. Навашинъ, временно живущій въ Тифлисѣ и работающій тамъ въ качествѣ консультанта Тифлисскаго Ботаническаго Сада, нынѣ избранъ профессоромъ ботаники въ Московскомъ Сельско-Хозяйственномъ Институтѣ на кафедру, освободившуюся съ кончиною С. И. Ростовцева. Въ Москву С. Г. переселится, вѣроятно, не ранѣе мая мѣсяца.

— Предсѣдатель Микробіологическаго Общества проф. В. Л. Омелянскій избранъ въ члены—корреспонденты Академіи Наукъ.

— На кафедру анатоміи и физіологіи растеній, освободившуюся въ Новороссійскомъ Университетѣ съ переходомъ проф. В. В. Половцова въ Петроградъ, избранъ прив.-доц. Ф. М. Породко, защитившій 24 января 1916 г. въ Казанскомъ Университетѣ диссертацію на степень доктора ботаники подъ заглавіемъ «Хемотропизмъ корней. Часть II». Диспутъ этотъ описанъ въ «Вѣстникѣ Русской флоры» [2. 4 (284 — 286). 1916], а реф. работы см. выше стр. 210.

— Прив.-доц. Новороссійскаго Университета Н. М. Зеленецкій назначенъ и. д. сверхштатнаго экстраординарнаго профессора этого университета.

— На кафедру лѣсной ботаники на Стебутовскихъ высшихъ женскихъ сельскохозяйственныхъ курсахъ на открытомъ съ настоящаго учебнаго года лѣсномъ отдѣленіи приглашенъ В. Н. Сукачевъ.

— На кафедру фитопатологіи на Стебутовскихъ Высшихъ Женскихъ Сельско-Хозяйственныхъ Курсахъ, освободившуюся послѣ ухода А. А. Ячевскаго, избранъ Н. А. Наумовъ.

Въ декабрѣ 1916 г. на освободившуюся кафедру систематики и морфологіи растеній на Петроградскихъ сельско-хозяйственныхъ курсахъ послѣ ухода въ Пермское отдѣленіе Петроградскаго Университета А. Г. Генкеля избранъ С. С. Ганешинъ.

Рис. 5. Журнал Русского Ботанического Общества. 1916 (1917). Т. 1. № 3—4. С. 232. Раздел «Личные известия».

Кроме утраты должного внимания к библиографии, журнал полностью лишился раздела «Личные известия», существовавшего в томах 1—5, 9, 12, 14, 15 за 1916—1930 гг. и содержавшего много интересных и порой необходимых сведений о том или ином ботанике (рис. 5). Возрождение этого раздела крайне желательно (аналогичные разделы имеются в известных периодических изданиях, например в журнале «Taxon»).

Журнал ранее не имел специального раздела «История науки», сейчас он есть. Все относящиеся к этому разделу сведения публиковались ранее в разделах «Личные известия», «Хроника» и «Официальная часть».

Перелистывая первые журнальные тома, постоянно встречаешь множество любопытных сведений, касающихся как истории Общества, так и самого журнала. Вот лишь несколько примеров.

В приложении с отдельной пагинацией (с. 1—16) к первому сдвоенному номеру опубликован первый «Устав Русского Ботанического Общества» (с. 1—6). Над его текстом напечатано: «„Утверждаю". Министр Народного Просвещения Гр. Игнатьев, 3 марта 1916 г.». Полны интереса «Протоколы заседаний съезда представителей русских ботанических учреждений, созванного при Императорской Академии Наук 20 и 21 декабря 1915 г.» (с. 7—11). Из них видно, как много внимания уделили участники съезда «... обсуждению характера органа, который будет издаваться Русским Ботаническим Обществом». Очень любопытна выдержка из протокола годичного собрания Общества от 2 февраля 1918 г., помещенная в приложении к № 3—4 2-го тома, вышедшего в свет 20 сентября 1918 г.: «И. П. Бородин произнес краткую речь, в которой коснулся переживаемых тяжелых событий, отразившихся на деятельности Общества, причем призвал присутствовавших сохранять самое важное — бодрость духа» (с. 35).

Кажется, что сохранять бодрость духа не менее важно в нынешнем 1991 г., чем в далеком 1918.

В разделе «Хроника» 4-го тома за 1919 г. (опубликованного в декабре 1920 г.) читаем: «В июне 1920 г. в Саратове с большим успехом прошел 3-й Всерос. Селекционный С'езд. Наибольший интерес возбудил доклад проф. Н. И. Вавилова „Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости"» (с. 213).

Из помещенного в 7-м томе ЖРБО за 1922 г. (вышедшем, однако, в 1924 г.) протокола заседания Общества от 20 октября 1922 г. узнаем, что из предоставленных Обществу 5 пайков решено оплачивать секретаря (О. Ф. Газе) и библиотекаря (О. А. Смирнова), что постановлено вынести благодарность И. П. Бородину за желание передать бóльшую часть его библиотеки в библиотеку Общества (что впоследствии и было им сделано) и т. д. Чувством высокой нравственности веет от поступков и мыслей, отраженных в немногословных протоколах и решениях тех лет.

Многое из истории отечественной ботаники было опубликовано в разделах «Личные известия», «Хроника» и «Официальная часть» первой программы журнала. Из них Хроника и Официальная часть (теперь — «Во Всесоюзном Ботаническом обществе») сохранились до сих пор, хотя и в несколько более формализованном виде.

С первых лет своего существования значительное место в журнале было отведено новым или еще только развивающимся областям ботаники. Приведем несколько примеров.

1. При просмотре первых томов невозможно отделаться от впечатления почти осязаемого присутствия при становлении отечественной фитосоциологии (публикации В. Н. Сукачева, А. П. Шенникова, И. К. Пачоского, Б. Н. Городкова, а позднее Л. Г. Раменского, В. Б. Сочавы и др.).

2. Цитология и кариология, в 20-е годы еще только набиравшие силу, сразу заняли в журнале видное место. В связи с этим можно вспомнить, что первый номер 1-го тома журнала был открыт большой статьей по цитологии С. Г. Навашина (рис. 1). Следует упомянуть и опубликованные в журнале на заре цито- и кариосистематики статьи М. С. Навашина (1916, 1927), Г. А. Левитского (1928, 1940), М. А. Розановой (1934, 1940) и других ученых, труды которых позднее были продолжены целой плеядой исследователей.

Очень любопытно помещенное в 6-м томе ЖРБО за 1921 г. (вышел в 1923 г.) «Резюме возражений на доклад Л. Н. Делоне», где, в частности, сказано: «С. Навашин признает крупное значение кариологических исследований групп сродственных видов и видит в новой работе Л. Н. Делоне над гиацинтами и мускари новое торжество идеи зависимости видовой организации особи от состава ядра, числа и формы хромозом, свойственных диплоидной клетке данного вида.

С. Навашин указывает, что в курсе своих лекций он уже много лет называет типичный для вида состав ядра (в состоянии ядерной пластинки) его „*идиограммою*"» (написание слов, разрядка и курсив подлинника).

В журнале было напечатано несколько работ по цитосистематике, выполненных под руководством или при консультации Н. И. Вавилова (например, статьи Е. К. Эмме, 1924 г.).

3. Вскоре после того, как в 40-х годах в стране было начато интенсивное изучение пыльцы, в журнале появились статьи по палинологии (публикации Л. А. Куприяновой, Е. М. Аветисян, Н. Р. Мейер, Л. А. Алешиной и многих других).

4. Несколько позднее по инициативе А. Л. Тахтаджяна в БИН АН СССР и других ботанических учреждениях страны были развернуты исследования по биосистематике и числам хромосом, по стоматографии, иммуноэлектрофорезу и иным энергично развивающимся областям ботаники. Статьи по всем этим дисциплинам также не замедлили занять свои места в журнале.

5. Одной из самых важных проблем современности надо считать проблему охраны природы и окружающей среды. Исследования, связанные с природоохранительной тематикой, стали проводиться в Ботаническом, Зоологическом институтах и других учреждениях Академии наук СССР уже вскоре после Второй мировой войны. Однако внимание к ним резко возросло в 60-е годы. В мае 1957 г. Второй делегатский съезд Общества решил открыть в журнале специальный раздел, посвященный вопросам охраны природы и ботанических объектов. Это решение было выполнено. Опуская ссылки на различные материалы, помещенные в этом разделе, надо все же отметить опубликованную Е. М. Лавренко совместно с А. М. Семеновой-Тянь-Шанской «Программу-инструкцию по организации охраны ботанических объектов» (Бот. журн. 1969. Т. 54. № 8. С. 1269—1277).

Упомянутые выше направления, успеху которых способствовали публикации в журнале, без сомнения, очень важны. Все же особое значение имеет главная проблема любой биологической науки — проблема вида. Она так или иначе обсуждалась во множестве статей, помещенных в журнале, на которых здесь нет возможности останавливаться. При этом, однако, нельзя забывать об исключительной роли Ботанического журнала, на страницах которого была открыта дискуссия по проблеме вида и видообразования.

Редколлегия, возглавляемая В. Н. Сукачевым, проявила большую смелость, решившись в 1952 г., т. е. еще в годы сталинщины, начать принципиальную критику «нового учения» о виде, предложенного Т. Д. Лысенко и поддерживаемого всесильными официальными кругами. В Ботаническом журнале дискуссию открывали Н. В. Турбин и Н. Д. Иванов (том 37, № 6), из которых первый был активнейшим деятелем «мичуринской биологии». Однако и он, видимо, не выдержал безграмотных и бездоказательных попыток заменить эволюционную теорию «порождением» видов под влиянием внешних условий путем зарождения в теле одного вида зачатков другого вида (Sic!) и выразил это в своей статье.

Т. Д. Лысенко посчитал, что в статьях Н. В. Турбина и Н. Д. Иванова его высказывания извращены и что для правильной ориентации следует перепечатать в Ботаническом журнале его статью «Новое в науке о биологическом виде». Это пожелание было выполнено (Бот. журн. 1953. Т. 38. № 1. С. 44—56), а в сноске к статье указывалось, что редакция «... будет рада опубликовать новые высказывания Т. Д. Лысенко по проблеме вида и видообразования».

От Лысенко новых «высказываний» не последовало, зато в журнал стало поступать множество статей и писем. В дискуссию включились А. И. Толмачев (Бот. журн. 1953. Т. 38. № 4. С. 530—555), П. А. Баранов (там же, № 5. С. 669—695), Б. М. Козо-Полянский (там же, № 6. С. 830—845), Е. М. Лавренко (там же, № 6. С. 846—852), А. Л. Тахтаджян (Бот. журн. 1955. Т. 40. № 6. С. 789—796) и др., всего около 40 человек. Не имея возможности поместить

все поступающие отклики, редакция дважды публиковала «Обзор статей и писем, полученных редакцией Ботанического журнала в связи с дискуссией по проблеме вида и видообразования» (Бот. журн. 1954. Т. 39. № 1. С. 76—89; 1955. Т. 40. № 2. С. 217—226).

Наряду с проблемой вида дискуссия развернулась и вокруг другого кардинального вопроса — внутривидовой конкуренции, которую Лысенко отрицал. Дискуссию по этой теме открыл В. Н. Сукачев (Бот. журн. 1953. Т. 38. № 1. С. 57—96), которого затем поддержали и другие авторы, на большом фактическом материале доказавшие несостоятельность утверждений Лысенко.

Вслед за Ботаническим журналом в дискуссию включились и другие периодические издания — сначала «Бюллетень Московского Общества Испытателей Природы» (главным редактором которого был также В. Н. Сукачев), затем «Зоологический журнал», «Журнал общей биологии», «Вестник Ленинградского университета» и др. вплоть до журнала «Новый мир».

Опуская многие интересные подробности развернутой на страницах Ботанического журнала дискуссии,[10] нельзя обойти вниманием ее кульминационный момент. Он связан с появившейся в 1958 г. в журнале статьей «О некоторых проблемах советской биологии» (По поводу статьи Т. Д. Лысенко «За материализм в биологии») (Бот. журн. 1958. Т. 43. № 8. С. 1135—1145).[11]

Ботанический журнал в своей реакции на статью Лысенко резко осудил нарисованную им искаженную картину состояния биологии в стране, высказал протест против насаждаемого Лысенко и его подручными догматизма и монополизма в науке, отчетливо показал всю несостоятельность «теории», включающей в себя «порождение» видов, возникновение клеток из неклеточного вещества, отрицание внутривидовой конкуренции, наследование приобретенных признаков и другие, столь же мифологические положения. С болью упоминалось об отставании науки по вине лысенковщины в областях (в частности, в генетике и селекции), в которых ранее наша страна занимала ведущее место в мире. В целом в статье очень ярко обрисовывалась теоретическая бесплодность лысенковщины и ее резко отрицательные моральные и практические последствия.

Статья в Ботаническом журнале окончательно вывела из себя не только Лысенко, но и поддерживавшую его партийную элиту во главе с Н. С. Хрущевым. 14 декабря 1958 г. в партийном официозе — газете «Правда» появилась публикация «Об агробиологической науке и ложных позициях „Ботанического журнала“». В ней восхвалялись «труды» Лысенко и осуждалась «реакционная печать». Последний абзац этой статьи содержал по сути дела идеологический приговор: «Редакция „Ботанического журнала“ стоит на неправильном пути». «Правильная» дорога в споре была указана Президиумом Академии наук СССР: В. Н. Сукачев и его ближайшие сотрудники были отстранены от работы в журнале.[12]

Дело тем временем было сделано. Дискуссия сняла тяжелые путы, висевшие не только на отечественной ботанике, но на биологии в целом. Исключительная заслуга в этом по праву принадлежит Ботаническому журналу.[13] Несостоятельность надуманных построений Лысенко стала столь очевидной, что уже никакие партийные или другие «руководящие постановления» не могли восстановить его

---

[10] Кроме работ, указанных в тексте, см. также: Некоторые итоги дискусси по проблеме вида и видообразования и ее дальнейшие задачи // Бот. журн. 1954. Т. 39. № 2. С. 202—223; Расширять и углублять творческую дискуссию по проблеме вида и видообразования // Бот. журн. 1955. Т. 40. № 2. С. 206—216. Обе статьи содержат списки литературы по проблеме вида и видообразования, которые опубликованы в связи с дискуссией.

[11] Она , как и упомянутые выше 2 обзора и статьи, появившиеся в ходе дискуссии на страницах Ботанического журнала без подписи (как редакционные), была написана в основном Д. В. Лебедевым.

[12] Справедливость восторжествовала только в январе 1965 г., когда разгромленная редколлегия была восстановлена в старом составе во главе с В. Н. Сукачевым.

[13] Значение этой дискуссии столь велико, что эта важная веха в истории советской биологии, будем надеяться, получит еще детальное освещение в специальном исследовании.

престиж. Многие дискуссионные статьи переводились на иностранные языки. В недавно опубликованной интересной книге профессора Массачусетского технологического института Л. Р. Грэхэма [14] есть раздел «Лысенкоизм после 1948 г.» (цит. соч., с. 144—157). В нем значительное внимание уделено широкой критике взглядов и деятельности Лысенко, начатой Ботаническим журналом.

Приведенные выше некоторые штрихи далеко не исчерпывают всей богатой событиями 75-летней истории журнала. Трудно найти такую область или даже частное направление в ботанике, которые бы в той или иной степени не нашли отражения на его страницах.[15]

Среди статей по биохимии и физиологии высших и низших растений видное место занимают исследования по фотосинтезу.

Весьма значительное число публикаций было посвящено всем разделам морфологии в широком понимании этой науки. Сравнительная, физиологическая и экологическая анатомия, морфология и морфогенез вегетативных и репродуктивных органов, биология развития и жизненные формы, эмбриология и эмбриогенез, тератология — эти и другие проблемы морфологии освещены во многих работах, содержащих большой объем новой и важной информации. Отдельно отметим, что в Ботаническом журнале было начато и затем продолжено печатание статей по ультраструктуре клеток, по электронно-микроскопическому исследованию тапетума, нектарников и других структур, по строению пыльцевых зерен и других данных, полученных с помощью электронной микроскопии.

Была опубликована целая серия статей, до сих пор не утративших своей актуальности, по фитогеографии и истории флор; начатая еще представителями старшего поколения (Е. В. Вульф, А. Н. Криштофович, М. Г. Попов, В. Б. Сочава, Е. М. Лавренко, А. Л. Тахтаджян, А. И. Толмачев и др.), она с успехом продолжается и теперь.

Чрезвычайно обширен круг работ по геоботанике, помещенных в журнале. Вопросы изучения основных закономерностей структуры и динамики фитоценозов, геоботанического районирования, классификации растительности в целом, равно как тундр, лесов, болот, степей, полупустынь, пустынь и других типов растительности, — все это получило на страницах журнала детальное освещение. Среди авторов — «отцы» отечественной геоботаники во главе с В. Н. Сукачевым и большая плеяда современных исследователей, продолжающих и развивающих различные направления этой науки.

Систематика и флористика всех групп высших и низших растений представлена огромным числом публикаций. В них обсуждены общие вопросы систематики и системы растений, систематика отдельных таксонов, флора страны в целом и отдельных ее регионов. Серьезный интерес представляют оригинальные материалы по флоре и растительности зарубежных стран. Наконец, в журнале помещены первоописания многих таксонов низших и высших растений.

Статьи по палеоботанике появились в журнале еще в 30-е годы, но их было очень немного, и лишь с 50-х годов число их заметно возросло. Они содержат много вновь описанных ископаемых растений. Отдельно необходимо отметить серию превосходных работ П. И. Дорофеева в еще молодой области палеоботаники — палеокарпологии, для развития которой его труды имели основополагающее значение.

В журнале описаны новые оригинальные приборы и методики исследования. Интересны и различного рода предложения по рационализации существующих методов полевого и камерального исследований. «Персоналия» представлена разделами «Потери науки» и «Юбилеи и даты». За 75 лет существования журнала

---

[14] Грэхэм Лорен Р. Естествознание, философия и наука о человеческом поведении в Советском Союзе: Пер. с англ. М.: Политиздат, 1991. 480 с.

[15] К сожалению, ограниченный объем данной статьи не позволяет назвать сотни фамилий авторов и их публикации.

в этих разделах опубликованы сведения о более чем 500 ботаниках, и очень часто они остаются единственным биографическим и библиографическим источником. С только что упомянутыми разделами тесно связан и раздел «История науки», в котором опубликовано много интересных работ.

Большую и очень трудоемкую работу по непосредственной подготовке к выходу в свет журнала вела в течение всего периода его существования небольшая группа лиц, о которых необходимо упомянуть. На протяжении многих лет активным помощником главного редактора была Е. И. Штейнберг.[16] В разные годы редакцией журнала ведали Л. А. Смирнов,[17] а затем (с 1969 по 1989 г.) М. П. Тулина. Секретарями редколлегии были А. А. Юнатов, Г. Г. Левин и Т. И. Капралова, которую теперь (с 1989 г.) сменила И. Ю. Сумерина.

Выше была сделана попытка представить очень беглый и поневоле далеко не полный обзор материалов, опубликованных в 75 томах журнала. На его страницах мы встречаем имена почти всех ботаников страны, работавших в период с 1916 по 1991 г., — от корифеев и основателей новых направлений до только начинающих свой путь на поприще науки.

Три четверти века истории журнала — это одновременно 75 лет пути, пройденного отечественной ботаникой. О многом свидетельствуют страницы журнала: о высочайшей культуре и преданности науке его учредителей; о зарождении и развитии вновь возникающих направлений; о внимании к не теряющим своего значения классическим дисциплинам; о тяжелых годах лысенковщины и о борьбе с этим мракобесием; о различных новых методах и методиках исследований (электронной микроскопии, математической обработке материалов, оригинальных приборах и т. п.) и вообще о постоянном стремлении быть на уровне достижений ботаники во всем ее многообразии.

В ряду периодических изданий по ботанике, издающихся в нашей стране, Ботаническому журналу, несомненно, принадлежит самое почетное место. Его читают, помещенные в нем материалы широко цитируют и используют. Известен Ботанический журнал и за рубежом.

Пожелаем же Ботаническому журналу и впредь высоко держать завоеванный им авторитет.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова
АН СССР
Ленинград

Получено 24 IV 1991

SUMMARY

The first issue of the Journal was published under the aegis of the Russian Botanical Society at the end of 1916. Nowadays it is published by the All-Union Botanical Society, which unites all botanists of our country. Seventy five volumes of the «Botanichesky Journal» contain all-embracing information concerning all sections of plant science. At present the journal includes original articles and reviews, systematic reviews and descriptions of new taxa, data on floristic findings and chromosome numbers, materials on the protection of the plant world, notes about history of science, anniversaries and memorial dates and other sections of botany. Much attention is paid to chronicle of the activity of the All-Union Botanical Society and other botanical institutions of the country.

---

[16] Яковлев М. С. и Смирнов Л. А. Елизавета Ивановна Штейнберг (24 IV 1884—3 II 1963) // Бот. журн. 1963. Т. 48. № 5. С. 767—768. С портр.

[17] Лебедев Д. В. Леонид Александрович Смирнов (к 60-летию со дня рождения) // Бот. журн. 1966. Т. 51. № 12. С. 1812—1815. Портр., список работ.

УДК 582:577.1

В. С. Шнеер

ХЛОРОПЛАСТНАЯ ДНК КАК ИСТОЧНИК ИНФОРМАЦИИ ДЛЯ СИСТЕМАТИКИ И ФИЛОГЕНИИ ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ

V. S. SHNEYER. CHLOROPLAST DNA AS A SOURCE OF INFORMATION FOR SYSTEMATICS AND PHYLOGENY OF HIGHER PLANTS

В этой статье рассмотрены успехи и перспективы исследований хлоропластной ДНК в систематике растений. На конкретных примерах демонстрируется эффективность тех или иных методов анализа хлоропластной ДНК при решении различных таксономических проблем и при изучении процессов видообразования.

Первые работы, показавшие перспективность изучения хлоропластной ДНК (хлДНК) в систематике растений, были выполнены около 10 лет назад (Lamppa, Bendich, 1979; Bisaro, Siegel, 1980; Боброва, Троицкий, 1982), однако в последние годы благодаря прогрессу в методах анализа ДНК такие исследования переживают настоящий бум, особенно в США. Если в 1987 г. на годичном собрании Американского ботанического общества вниманию систематиков было предложено 5 докладов по хлДНК, то в 1989 г. — уже более 40, или около 1/5 части всех представленных докладов по систематике. К сожалению, в нашей стране работы этого плана такого распространения не получили, хотя среди первых работ были и выполненные нашими соотечественниками.

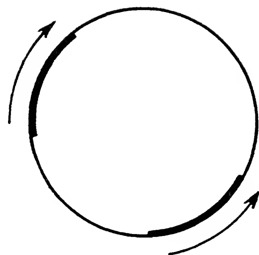
Как оригинальные статьи, так и довольно многочисленные обзоры по этой теме (Palmer, 1987; Ritland, Clegg, 1987; Palmer et al., 1988; и др.) опубликованы в иностранных журналах и не всегда доступны широкому кругу наших систематиков. К тому же обзоры, напечатанные даже в ботанических журналах, как правило, изобилуют биохимическими, молекулярно-биологическими терминами и деталями, затрудняющими их восприятие ботаниками. Цель настоящего обзора — дать возможность ботаникам получить представление о том, как используются данные о строении хлДНК в систематике, об успехах и перспективах этого направления. Более подробное описание используемых методов можно найти в цитированной литературе, в том числе и обзорной.

Строение и анализ хлоропластной ДНК

Общие принципы молекулярного подхода в систематике, основанного на сравнении гомологичных макромолекул из разных организмов, неоднократно обсуждались (Молекулярные..., 1980; Proteins..., 1983), поэтому нет необходимости на этом останавливаться. Работа в этом направлении идет более 30 лет, однако проводившиеся прежде исследования макромолекул растений (гибридизация различных фракций ДНК, сравнение нуклеотидных последовательностей отдельных генов и пр.) носили в какой-то степени пробный характер и, как правило, ограничивались небольшим числом таксонов (сначала модельными группами, на которых подход прорабатывался, а затем несколькими

Рис. 1. Организация молекулы хлоропластной ДНК.

Выделены участки большого обращенного повтора. Стрелки указывают направление считывания генетической информации в области повтора.



критическими). Исследования хлДНК получили такое развитие, что их уже можно считать рабочим методом систематики. Этому способствовало несколько обстоятельств.

В клетке листа содержится несколько тысяч идентичных кольцевых молекул хлДНК (20—200 на один хлоропласт), которые представляют собой удобный объект для сравнительных исследований благодаря малым размерам: у высших растений — от 120 до 217 тыс. нуклеотидов (величина ядерного генома у них варьирует от 10^6 до 10^8 нуклеотидов). Наследование хлДНК осуществляется клонально, как правило, унипарентально (у большинства покрытосеменных — по материнской линии, у голосеменных — по отцовской), у тех немногих растений, которые наследуют и материнские, и отцовские хлоропласты, рекомбинации между ними не происходит.

Решающее свойство хлДНК, обеспечивающее ее применимость при сопоставлении самых разных таксонов, — консерватизм строения. Организация, порядок генов и даже последовательности нуклеотидов хлДНК у разных растений сходны в той мере, в какой их можно было бы сравнивать. Кольцевая молекула организована так, что некоторый участок (иногда весьма протяженный) повторен 2 раза, причем эти идентичные по последовательности нуклеотидов отрезки ориентированы противоположно друг другу (поэтому они получили название «большого обращенного повтора») и не находятся рядом, а разделены уникальными участками (рис.1.). Величина повторяющегося участка варьирует у разных растений (обнаруженный максимум — 70 тыс. нуклеотидов), чем в основном и объясняются значительные различия в размерах их хлоропластных геномов; мелкие делеции и вставки не оказывают существенного влияния, хотя и имеют место. Хлоропластный геном содержит около 120 генов: 4 гена рибосомной РНК (рРНК), 30—31 — транспортной ДНК, около 85 генов белков (55 с известной и 30 с пока не известной функциями), участвующих главным образом в процессах синтеза белков и фотосинтеза.

Для 2 объектов — *Nicotiana tabacum* и *Marchantia polymorpha* строение хлДНК расшифровано полностью с помощью методов секвенирования (определения нуклеотидных последовательностей). Для нескольких объектов построены подробные карты расположения генов. Такие исследованные геномы в большей мере, чем другие, используются в качестве стандартов, с которыми сравнивают геномы других растений и по результатам судят об особенностях строения ранее не изученных геномов. При этом широко используется метод молекулярной гибридизации. С помощью методов генной инженерии получают радиоактивно меченые фрагменты хлоропластных геномов тех или иных растений, представляющие собой отдельные гены или группы генов, так называемые клоны или молекулярные зонды. Каждый клон гибридизуют с исследуемой ДНК и определяют, имеется ли на ней участок, идентичный клону, и где он локализован. Наборы клонов («библиотеки») хлДНК получены для *Nicotiana, Petunia, Spinacia, Lactuca, Oncidium* и ряда других растений, число их постепенно увеличивается. Так как получение библиотек клонов хлДНК любого объекта требует большой и кропотливой работы, то раз полученные клоны поддерживаются длительное время, и исследователи обмениваются ими друг с другом.Нужно иметь в виду, что чем ближе таксон, клоны которого используются, к исследуемому, тем более тонкие различия можно установить.

Обычно гибридизации с клонами подвергают не целые молекулы ДНК, а их фрагменты, получающиеся при расщеплении специальными ферментами, которые называются рестриктазами. Рестриктазы «узнают» на молекуле ДНК

участки из 4—6 нуклеотидов, расположенных в определенной последовательности (каждый фермент узнает свою последовательность), и разрезают ДНК в определенном месте (сайте) этого участка. Открытие рестриктаз в конце 70-х годов, промышленный выпуск десятков типов ферментов, внедрение их в арсенал молекулярных биологов и обеспечили бурный рост исследований хлДНК.

Самый простой способ сравнения разных хлДНК — обработка их ферментом с последующим электрофорезом и сравнение полученных картин распределения образовавшихся фрагментов. Используя разные ферменты и оценивая, в каком месте и какой фермент разрезает исследуемую молекулу, можно частично определить последовательность и построить так называемую карту рестрикции аналогично генной карте. Если у 2 таксонов данный фермент разрезает молекулу в одном и том же месте (сайте рестрикции), а у 3-го таксона — нет, значит, у него произошла мутация и имеется мутантный сайт. Чем больше ферментов используется, тем больше сайтов удается проанализировать, тем более детальное сравнение можно провести и на этой основе судить о сходстве таксонов. В некоторых работах авторы ограничиваются сравнением фрагментов рестрикции, но, как указано выше, чаще их затем гибридизуют с клонированными фрагментами хлДНК какого-либо таксона.

Получаемые данные о месте и числе мутантных сайтов удобны для филогенетических реконструкций, так как каждая мутация может рассматриваться как признак с 2 состояниями и с помощью методов кладистики может быть воспроизведена серия эволюционных шагов. При этом могут сравниваться таксоны, весьма мало родственные,что трудно достижимо для морфологических, химических и других данных. Однако здесь есть свои сложности, которые вполне осознают сами исследователи, поэтому стремятся постоянно совершенствовать методы обработки результатов, анализируют с помощью разных методов один и тот же набор данных, сравнивают получающиеся филогении (см., например, Sytsma, Schaal, 1985). Впрочем, это касается всех молекул, хлДНК здесь не составляет исключения.

Крупные перестройки хлоропластного генома как филогенетические маркеры

Анализ хлДНК позволяет выявлять как точковые мутации, так и те, что затрагивают несколько нуклеотидов (по-английски length mutations — протяженные мутации), а также крупные перестройки (rearrangements) — делеции, вставки, инверсии (поворот участка на 180° в молекуле). Точковые мутации и мелкие перестройки возникают часто, поэтому могут дать материал для филогенетических исследований практически на всех таксономических уровнях (примеры будут приведены далее). Однако из-за частоты перестроек такие изменения могут возникать у разных объектов независимо, что ведет к конвергенции и параллелизму, и это всегда учитывается при интерпретации результатов. Вероятность независимого возникновения одинаковых крупных перестроек генома у разных таксонов очень низка, поэтому такое событие представляет значительный интерес для систематики. Если крупная перестройка обнаружена у какого-то таксона, ее можно использовать в качестве филогенетического маркера, и проверка присутствия такой перестройки у группы родственных таксонов позволяет с большой точностью установить порядок ветвления в пределах данной группы.

Показано, что в хлоропластных геномах всех исследованных пока представителей всех семейств хвойных, включая *Taxaceae,* утерян большой обращенный повтор (Strauss et al., 1988; Raubeson, Jansen, 1989), имеющийся у печеночников, папоротников, *Ginkgo biloba,* гнетовых и у представителей около

полусотни семейств покрытосеменных (за исключением некоторых бобовых). Это свидетельствует о наличии общего предка у всех хвойных. Напомним, что вся генетическая информация в пластидах у них сохраняется, так как все участки генома присутствуют, но в одной копии.

Наглядной удачей является обнаружение перестройки хлоропластного генома у *Asteraceae.* Показано, что 57 родов из 16 триб семейства отличаются инверсией участка в 22 тыс. нуклеотидов от других исследованных покрытосеменных, включая 10 семейств, родственных *Asteraceae* (Jansen, Palmer, 1987). Исключение составили 3 рода из подтрибы *Barnadesiinae* трибы *Mutisieae,* которые не имеют этой инверсии. Таким образом, подтверждается уже предполагавшееся ранее на основании изучения морфологических признаков парафилетическое происхождение трибы *Mutisieae,* а подтриба *Barnadesiinae* предстает как сестринская группа всему остальному семейству *Asteraceae.* По мнению авторов, эти данные подкрепляют гипотезу, согласно которой место происхождения семейства — северные Анды, а предками его были древесные формы с двугубыми цветками.

Сравнительно много крупных перестроек хлоропластных геномов обнаружено в сем. *Fabaceae.* Исследование представителей 76 родов из разных триб (Palmer et al., 1987; Lavin et al., 1988) показало отсутствие большого обращенного повтора у видов из 25 родов, представляющих собой 6 триб подсем. *Papilionoideae — Galegeae, Vicieae, Cicereae, Trifolieae, Carmichaelieae, Hedysareae.* Эти трибы включают в себя травянистые растения, произрастающие в умеренном климате. Лишен повтора один тропический род *Wisteria* из трибы *Miletieae,* другие члены которой обладают повтором, но от них род *Wisteria* отличается рядом признаков, по которым он сходен с членами трибы *Galegeae.* Авторы исследования полагают целесообразным подвергнуть ревизии таксономические связи рода *Wisteria,* а также отношения между трибами, так как обычно с 6 вышеперечисленными трибами, лишенными повтора, сближают трибы *Loteae* и *Coronilleae,* у которых повтор имеется.

У бобовых также обнаруживается инверсия большого участка (7-8 тыс. нуклеотидов) хлоропластного генома у 50 родов из трибы *Phaseoleae* (Bruneau et al., 1990), причем подавляющее большинство их включено в подтрибу *Phaseolineae* sensu Lackey, так что авторы считают, что этот признак подтверждает разделение трибы *Phaseoleae* на 2 подтрибы и позволяет распределить между ними роды, относительно положения которых имеются сомнения: *Clitoria, Centrosema* (нет инверсии) и *Macrotyloma* (инверсия есть).

У представителей всех 3 подсемейств бобовых обнаружены 2 крупные перестройки — инверсии участка в 50 тыс. нуклеотидов и утрата гена rpl 22 (Palmer et al., 1988). Авторы допускают, что эти перестройки могут быть маркерами семейства, хотя из всех других семейств подкласса *Rosidae* пока исследованы лишь представители *Sapindaceae* и *Rosaceae,* у которых этих перестроек действительно не оказалось.

Точковые мутации и мелкие перестройки хлДНК как информация для систематики и филогении

Как мы уже упоминали, крупные перестройки геномов сравнительно редки, и в подавляющем большинстве работ таксономические выводы делаются на основании данных о точковых мутациях и мелких перестройках хлДНК, затрагивающих несколько нуклеотидов. Напомним, что речь все время идет о строении хлДНК как систематическом признаке, на этой основе делаются филогенетические построения (строго говоря, это филогении хлоропластных ДНК) и с этой точки зрения говорится о монофилии или полифилии таксонов.

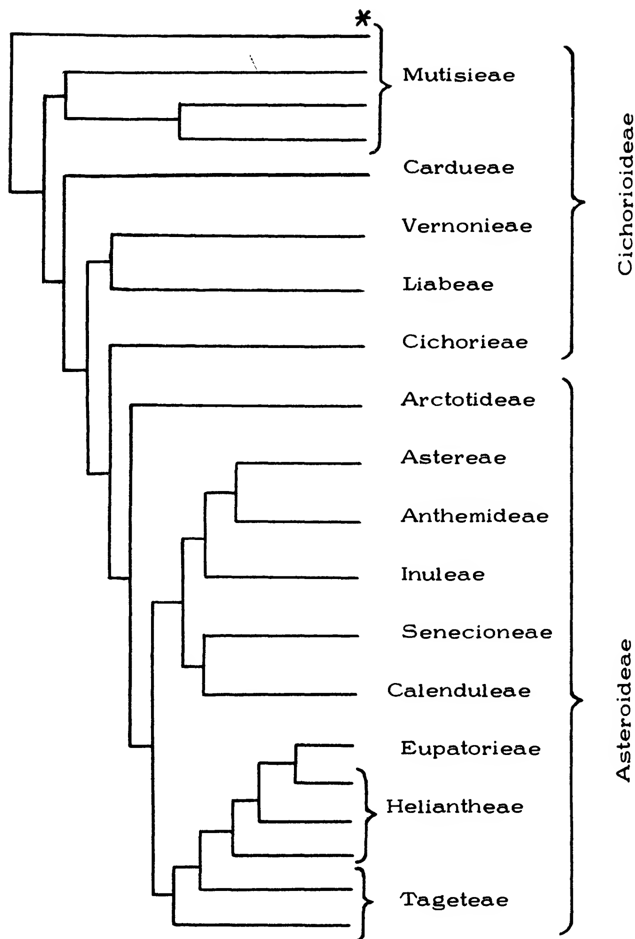


Рис. 2. Филогения сем. *Asteraceae* по результатам анализа хлДНК (по: Palmer et al., 1988). Звездочкой отмечена подтриба *Barnadesiinae*.

Сравнение хлДНК отдаленных таксонов

Естественно, у отдаленных таксонов мелких различий, затрагивающих один или несколько нуклеотидов, очень много. Эти различия сложно интерпретировать, поэтому примеров их использования при изучении таксонов высокого ранга пока немного.

Так, анализ точковых мутаций и мелких перестроек в хлДНК членов сем. *Asteraceae* не только подтвердил разделение семейства на 2 филы, о которых шла речь выше, но и позволил построить филогенетическое древо для исследованных 57 родов из 14 триб (Jansen, Palmer, 1988). Большая часть родов образовала монофилетические группы, соответствующие трибам (рис. 2). Парафилетическими оказались лишь группы, включающие в себя роды из триб *Mutisieae, Heliantheae* и *Tageteae;* 2 последние вместе с трибой *Eupatorieae* дали 1 из 2 ветвей подсем. *Asteroideae* sensu Thorne (2-ю ветвь его составили *Astereae, Anthemideae, Inuleae, Senecioideae, Calenduleae*), которое оказалось монофилетическим. Остальные трибы, входящие в подсем. *Cichorioideae,* монофилетической группы не образовали.

Была предпринята попытка выяснить возможность анализа отношений триб

с помощью хлДНК в подсем. *Pooideae* сем. *Poaceae* (Soreng et al., 1990). 28 родов из нескольких триб (*Meliceae, Stipeae, Triticeae, Aveneae, Poeae* и др.) этого подсемейства предстали как монофилетическая группа. От общего ствола ранее других дивергировали *Meliceae* (*Gliceria—Melica*) и *Stipeae* (*Stipa-Piptatherum*). Роды *Brachypodium, Bromus* и *Hordeum* образовали одну филу. Триба *Aveneae* образовала отдельную от *Poeae* филу, причем в нее вошли роды *Arrhenatherum, Deschampsia, Bryza, Torreychloa* и *Chascolythrum*.

Изучение хлДНК было признано перспективным для систематики злаков, как и другого сложного семейства однодольных — *Bromeliaceae*, которое включает в себя роды, очень разнообразные экологически, физиологически и морфологически, приспособленные к самым разным условиям обитания, имеющие конвергентно развившиеся признаки. Были исследованы хлоропластные геномы видов из 8 родов (Ranker et al., 1990) и получены результаты, позволившие авторам высказать предположения, согласно которым подсемейства *Bromelioideae* (2 рода) и *Pitcairnioideae* (3 рода) — сестринские таксоны (последний, возможно, парафилетичен), а род *Glomeropitcairnia* значительно отличается от 3 других представителей подсем. *Tillandsioideae*, которые составляют группу сестринскую по отношению к остальным изученным бромелиевым.

При исследовании некоторых родов сем. *Araceae* оказалось, что хлДНК родов *Acorus* и *Gymnostachys* весьма отлична от хлДНК 10 других родов семейства (French, Kessler, 1989).

Очевидно, что при малой представленности таксонов, неизбежной для работ, затрагивающих крупные высшие таксоны, сделанные в этих работах выводы могут рассматриваться лишь как предварительные.

Сравнение хлДНК близких родов

Более определенные результаты обычно получаются при сравнении хлДНК родов, входящих в одну трибу или подтрибу. Целый ряд таких работ проведен и проводится американскими исследователями в сем. *Asteraceae*, в трибах *Heliantheae* (Kim et al., 1989), *Astereae* (Sun, Simpson, 1989), подтрибе *Microseridinae* (Jansen et al., 1989). Специальные исследования посвящены положению ряда критических родов в этом семействе (Keeley, Jansen, 1989; Watson et al., 1989), отношениям между отдельными родами (Morgan, Simpson, 1989). В последней из указанных работ сравнение хлоропластных геномов видов из рода *Aster* и ряда сегрегатных родов показало, что род *Machaeranthera* гораздо менее близок к роду *Aster*, чем предполагали, за исключением одного вида, который предложено перенести в род *Aster*.

Очень интересные результаты были получены при изучении хлДНК таксонов из подтрибы *Helianthinae* рода *Viguiera* и ряда родственных ему мелких родов, отличающихся некоторыми специализированными признаками, — *Helianthus, Helianthopsis, Heliomeris, Simsia, Tithonia* (Schilling, Jansen, 1989). Данные по морфологии, кариологии, флавоноидной химии не прояснили филогенетических отношений между этими таксонами из-за частых конвергенций и параллелизмов признаков. Реконструкция филогении группы на основе хлДНК показана на рис. 3. Очевидно, что *Viguiera* — парафилетический таксон; отдельные члены этого рода образуют сестринские группы на разных уровнях с группами, включающими в себя другие роды. Таким образом, морфологические различия, приведшие к признанию сегрегатных родов, отражают, скорее, фенетическую дивергенцию, чем филогенетическую. Исходя из требований строгой монофилии, нужно или включить все рассмотренные таксоны в род *Viguiera*, или выделить еще ряд мелких родов.

К сходным выводам пришли авторы, исследовавшие хлоропластные геномы ряда родов орхидных из подтрибы *Oncidiinae*. Некоторые виды рода *Oncidium* несут суккулентные модификации вегетативных органов, получившие название

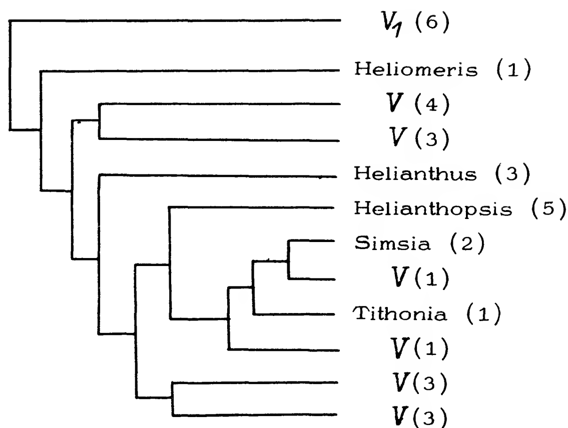


Рис. 3. Филогения группы родов сем. *Asteraceae* по результатам анализа хлДНК (по: Schilling, Jansen, 1989).

V — различные группы видов рода *Viguiera*; *V*1 — группа калифорнийских видов, для которой не найдено ни одного морфологического признака, подкрепляющего выделение этой группы, хотя в пользу такого выделения есть данные по кариологии и флавоноидной химии. В скобках указано число исследованных видов.

«ухо мула». Виды рода *Trichocentrum* также имеют «ухо мула», но по морфологии цветка резко отличаются от *Oncidium*. Одни авторы считают эти роды родственными, другие полагают, что суккулентные модификации развились параллельно. При сравнении хлДНК 9 видов *Oncidium* (с модификацией и без нее), 2 видов *Trichocentrum* и 2 близких родов оказалось, что все таксоны с модификациями образуют монофилетическую группу относительно всех других и род *Trichocentrum* может рассматриваться как производный от видов *Oncidium*, имеющих «ухо мула» (Chase, Palmer, 1989). Авторы не вносят таксономических изменений, считая, что для этого нужна более тщательная ревизия, однако обращают внимание на то, что иногда придается слишком большое значение признакам цветка, недооценивается степень их возможной пластичности и, напротив, мало учитываются вегетативные признаки, которые в ряде случаев дают более надежную основу для определения границ рода.

Сравнение же хлоропластных геномов 3 родственных родов папоротников — *Phaneroflebia, Cyrtonium* и *Polystichum* показало, что все роды хорошо отделены друг от друга, хотя уровень дивергенции между ними, оцененный по числу мутантных сайтов, низок по сравнению с тем, что обнаружен для большинства исследованных «хороших» родов покрытосеменных (Jatskievich et al., 1988). Результаты подтвердили, что *Phaneroflebia* и *Cyrtonium* — потомки различных прародительских групп из большого космополитного рода *Polystichum*, причем азиатский род *Cyrtonium* более близок к умеренным видам *Polystichum* Нового Света, чем тропический род *Phaneroflebia*.

Сравнение хлДНК близких видов

Как можно видеть из вышеприведенных работ, многие роды оказываются весьма неоднородными по строению хлоропластных геномов составляющих их видов. Соответственно анализ хлДНК очень эффективен на уровне внутриродовом: параллельные и конвергентные изменения наблюдаются здесь редко. Не удивительно, что наибольшее число работ посвящено изучению отношений видов внутри рода, особенно это касается родов, включающих в себя культурные виды.

Изучение хлДНК видов рода *Citrus*, где в результате столетий культивирования, апомиксиса и гибридизации картина оказалась очень сложной (число видов, признаваемых различными систематиками, варьирует от 3 до 159),

дало результаты, подтверждающие точку зрения, согласно которой 3 вида — *C. grandis, C. medica* и *C. reticulata* являются истинными биологическими видами, а остальные представляют собой гибриды (Green et al., 1986).

Сравнение хлоропластных геномов рода *Coffea* позволило высказать гипотезу о происхождении наиболее важного в экономическом отношении вида *C. arabica* (Berthou et al., 1983). Изучение видов рода *Lycopersicon* показало, что отличия по хлДНК видов *L. chiliense* и *L. chmielewskii* от образцов вида *L. peruvianum* не превышают различий между самими этими образцами (которые в свою очередь весьма сходны); соответственно было предложено понизить эти виды в ранге до подвидов *L. peruvianum* (Palmer, Zamir, 1982). Сравнение хлДНК множества образцов 3 видов, составляющих подрод *Soja* рода *Glycine,* подтвердило существование лишь 2 весьма вариабельных видов — *G. max* и *G. soja* (Shoemaker et al., 1986). Анализ хлДНК применялся также для изучения родов *Solanum* (Palmer, Zamir, 1982; Hosaka, 1986), *Brassica, Raphanus* (Palmer et al., 1983), *Cucumis* (Perl-Treves, Galun, 1985), *Linum* (Coates, Cullis, 1987), *Sorghum* (Duvall, Doebley, 1990), *Rubus* (Waugh et al., 1990), *Actinidia* (Crowhurst et al., 1990), *Medicago* (Rose et al., 1988) и др.

Роды, не используемые человеком в хозяйственной деятельности, привлекали пока меньшее внимание исследователей хлДНК. Однако в последние годы начато изучение многих родов *Asteraceae* в США, особенно в Техасе, где уже давно ведутся хемотаксономические исследования этого семейства. Такие работы стимулируются и тем, что чем у большего числа таксонов из семейства изучена хлДНК, тем проще интерпретировать данные по следующим таксонам. Опубликованы результаты изучения всех таксонов (3 общепризнанных и 2 спорных видов) рода *Pyrrhopappus* (триба *Lactuceae*), подтверждено существование 3 видов (весьма близких друг к другу) и ряда популяционных форм вида *P. carolianus* (Turner, Kim, 1990).

Изучение хлДНК видов *Pinus* из всех подсекций рода подтвердило естественность 2 выделенных подродов (с мягкой и жесткой хвоей) и ряда секций, тогда как некоторые секции оказались полифилетическими (Strauss, Doerksen, 1990). Нельзя не упомянуть весьма детальное исследование хлДНК родов *Clarkia* и *Fuchsia* сем. *Onagraceae* (Sytsma, Gottlieb, 1986a; Sytsma, Smith, 1988). Это семейство послужило объектом для применения молекулярных и генетических подходов в большей мере, чем любое другое, не содержащее важных в хозяйственном отношении таксонов. В данных работах было применено максимальное число рестриктаз (до 30), и полученные результаты позволили сделать предположения о филогенетических отношениях видов в пределах отдельных секций, а также между секциями. В данном случае была возможность сопоставить полученные филогенетические схемы с теми, в основе которых лежали результаты морфологических, цитологических и изоферментных исследований, что представляет немалый интерес. В этих и в ряде других работ было обнаружено, что морфологические различия между видами выражены гораздо сильнее, чем различия хлДНК. Это было показано для секции *Beta* рода *Beta* (Fritzshe et al., 1987), комплекса видов *Lisianthus* (Sytsma, Schaal, 1985), ряда видов *Gossypium* (Wendel, 1989) и др. При изучении видов *Clarkia* оказалось, что геном монотипного рода *Heterogaura* очень сходен с геномами *Clarkia*, особенно *Clarkia duddleana* (больше, чем геномы некоторых видов *Clarkia* между собой), хотя морфологически род *Heterogaura* очень отличается от *Clarkia* (Sytsma, Gottlieb, 1986b). По-видимому, при образовании рода *Heterogaura* морфологические изменения происходили быстрее, чем накапливались мутации в хлДНК, и это позволяет установить присхождение рода. Авторы предположили, что подобное может быть характерно и для других монотипных и олиготипных родов. Действительно, при изучении группы родов сем. *Saxifragaceae* (в котором из 30 родов 13 монотипных) было показано, что хлоропластный геном одного из видов рода *Mitella* более сходен с геномом монотипного рода *Conimitella*, чем с другими видами *Mitella*; если

исходить из сходства хлДНК, то *Mitella* (incl. *Conimitella*) представляет собой сестринский таксон по отношению к другому монотипному роду *Bensoniella* (Soltis, Soltis, Bothel, 1990).

Случаи, когда один из видов рода оказывался по строению хлДНК ближе к видам другого рода, чем своего, были также обнаружены: *Raphanus sativus* оказался близким к одной из секций рода *Brassica* (Palmer et al., 1983), а *Solanum penelli* — ближе к видам *Lycopersicon*, чем к другим видам *Solanum* (Palmer, Zamir, 1982).

Уровень вариабельности хлДНК видов в пределах рода оказался не одинаков для разных родов (речь идет о признанных, «хороших» родах). Например, у видов рода *Linum* он существенно превышает таковой в родах *Lycopersicon* и *Brassica* (Coates, Cullis, 1987). В ряде работ констатировалось, что уровень вариабельности хлДНК в роде недостаточен для каких-либо эволюционных построений. Это было обнаружено при изучении видов *Daucus* (De Bonte et al., 1984), *Silene* (Sandbrink et al., 1990) и др. Однако нужно заметить, что в этих работах использовалось не более 4 рестриктаз, и не исключено, что это и было причиной невозможности обнаружить изменчивость. Авторы, исследовавшие образцы 3 видов *Glycine* (подрод *Glycine*), сообщили, что при использовании нескольких ферментов они обнаружили лишь 10 вариабельных признаков (сайтов), но когда число ферментов было увеличено до 22 и привлечены дополнительные образцы, количество вариабельных сайтов увеличилось до 50 (Doyle, Doyle, Brown, 1990). Авторы обращают внимание на необходимость использования адекватных выборок и достаточно большого набора рестриктаз при изучении близкородственных таксонов.

Изучение процессов видообразования

Говоря о сравнении хлДНК видов, нельзя упустить еще один аспект исследований, где такой анализ оказался очень ценным. Речь идет о процессах видообразования, в которых важное место занимает гибридизация. У тех растений, где хлоропласты наследуются по материнской линии (а таких большинство), можно установить материнского родителя (или отвергнуть соответствующую гипотезу), сравнив хлДНК гибридного и предполагаемых родительских видов.

Материнские родительские виды были установлены для 2 амфидиплоидных видов *Brassica*, тогда как хлоропластный геном 3-го амфидиплоидного вида оказался не сходным с хлоропластным геномом ни одного из предполагаемых родителей. Было высказано предположение, что он получен путем интрогрессии от какого-то неизвестного вида (Palmer et al., 1983).

Продолжаются споры о происхождении культурных тетраплоидных хлопчатников Нового Света. Предполагается, что они представляют собой аллополиплоиды, где родителями являются диплоидные виды Старого Света (донор ядерного генома A) и Нового Света (донор генома D). Смущали крайняя аллопатрия предполагаемых родителей и выраженная морфологическая, физиологическая, географическая гетерогенность внутри группы тетраплоидных видов, заставляющие допустить, что эти виды возникали многократно, возможно, в разных местах. Изучение хлоропластных геномов соответствующих видов *Gossipium* (Wendel, 1989) показало, что уровень дивергенции хлДНК в группе тетраплоидных видов весьма низок, что говорит об их сравнительно недавнем происхождении — не более 1—2 млн лет назад (гипотезы об их возрасте допускали происхождение этих видов как в меловом периоде, т.е. более 100 млн лет назад, так и совсем недавно в результате переноса через океан человеком). Оказалось, что различия между хлоропластными геномами тетраплоидов Нового Света и диплоидов Старого Света даже меньше, чем между хлоропластными геномами диплоидов Старого и Нового Света. Таким образом, донором цитоплазмы тетраплоидных хлопчатников мог быть диплоидный вид Старого Света.

Изучение хлоропластных геномов 3 диплоидных видов *Tragopogon* (род преимущественно Старого Света), интродуцированных и широко натурализовавшихся в Северной Америке, и 2 американских, предположительно аллотетраплоидных видов показало, что геномы диплоидных видов хорошо различаются, и для одного из тетраплоидных видов был установлен материнский предок, а для другого показано, что одни популяции имеют в качестве материнского родителя один вид, а другие популяции — другой (Soltis, Soltis, 1989). В данном случае оказалось, что более обильный вид чаще служил отцовским родителем, а более редкий — материнским.

Изучение хлДНК тетраплоидных видов и предполагаемых диплоидных родителей проводилось также у папоротников родов *Hemionitis* (Ranker et al., 1989), *Polystichum* s. l. (Jatskeievych et al., 1988), у видов рода *Prunus* (Kaneco et al., 1986), у полиплоидной серии в роде *Papaver* (Milo et al., 1988) и др.

Если видообразование путем амфиплоидии (аллополиплоидии) всеми признано и считается широко распространенным, то существование другого его механизма — автополиплоидии вызывает большие сомнения, он считается по крайней мере редким событием (Грант, 1984). Исследования хлДНК в группах, являющихся классическими примерами автополиплоидов *Solanum tuberosum* (Hosaca, 1986; Hosaca, Hanneman, 1988) и *Dactylis glomerata* (Lumaret et al., 1989), показали эффективность подхода при изучении этого явления. Так, анализ хлДНК полиплоидных комплексов *Glycine tabacina* (Doyle, Doyle, Brown et al., 1990), *Heuchera micrantha* (Soltis, Soltis, Ness, 1989) и *Heuchera grossularifolia* (Wolf et al., 1990) показал, что тетраплоиды у этих видов возникали многократно. Это привело авторов упомянутых работ к выводу, что автополиплоидия по крайней мере в некоторых группах растений — весьма часто встречающийся процесс и значение ее как механизма видообразования недооценивалось.

Анализ хлДНК открывает новые перспективы для изучения рекомбинационного видообразования, которое В. Грант (1984) также называет «гипотетическим», хотя и посвящает ему отдельную главу. Согласно этой гипотезе, постулируется возникновение дочернего вида, изолированного от родительских барьером хромосомной стерильности (как и при амфиплоидии, но без изменения уровня плоидности) благодаря образованию и закреплению у гибрида новой рекомбинационной формы, гомозиготной по разным хромосомным перестройкам, которыми различались родительские виды. Грант отмечает, что в отличие от амфиплоидии этот процесс «не оставляет следов, которые можно было бы выявить путем цитотаксономических исследований» (Грант, 1984 : 263). Недостатком подходов, использовавшихся для доказательств рекомбинационного видообразования (морфологический, экологический, химический), была невозможность продемонстрировать генетическую аддитивность. Использование молекулярных маркеров позволяет определить эволюционную полярность. Чтобы отличить дочерний гибрид от общего предка предполагаемых родительских видов, нужно исследовать и ядерные гены (бипарентально наследуемые), и хлоропластный геном (унипарентально наследуемый). Если у «дочернего» вида и ядерный, и хлоропластные геномы будут нести аллели обоих «родительских» видов, то, скорее всего, это — не дочерний вид, а их общий предок. Но если его хлДНК более сходна с ДНК одного из родительских видов, то рассматриваемый вид, скорее всего, дочерний, гибридный.

Была проверена гипотеза, согласно которой виды *Helianthus neglectus* и *H. paradoxus* являются стабилизированными гибридами видов *H. annuus* и *H. petiolaris*. Показано, что у *H. paradoxus* ядерные гены сходны с генами обоих родительских видов, а хлДНК — с ДНК вида *H. annuus*, т. е. он и в самом деле возник путем гибридизации, тогда как *H. neglectus* оказался производным вида *H. petiolaris* недавнего происхождения (Rieseberg, Carter, Zona, 1990).

Не менее важную роль может сыграть анализ хлДНК в изучении еще одного механизма видообразования — интрогрессивной гибридизации. Интрогрессия — это повторные возвратные скрещивания естественного гибрида с одной

или обеими родительскими популяциями, приводящие к переносу генов от одного вида к другому, что сопровождается преодолением барьеров, препятствующих скрещиванию (Грант, 1984). Хотя такой процесс уже более 50 лет обсуждается как один из механизмов эволюционных изменений во многих группах растений, непреложных доказательств в пользу его существования не получено. Доказывали наличие интрогрессии, как правило, на морфологических признаках, трудно (практически невозможно) было отвергнуть альтернативные гипотезы — конвергентное сохранение предковых признаков или фенотипическую пластичность. Были предприняты попытки использовать молекулярные маркеры, которые более нейтральны, менее подвержены конвергенции при давлении отбора в сходных условиях. Хлоропластные геномы особенно удобны для изучения интрогрессии, так как они наследуются по одной линии (материнской или отцовской) и не могут рекомбинировать.

Одним из первых был проверен хрестоматийный пример, приводимый обычно для иллюстрации интрогрессии, с видами подсолнечника *Helianthus annuus* и *H. bolanderi* (Грант, 1984). Анализ хлДНК дал в данном случае убедительные доказательства против гипотезы интрогрессии (Rieseberg et al., 1988). Свидетельства в пользу интрогрессии были получены при анализе 2 других таксонов подсолнечника — *H. annuus* subsp. *texanus* и *H. debilis* subsp. *cucumerifolius* (Rieseberg, Beckstrom-Sternberg, Doan, 1990).

Была также обнаружена интрогрессия хлоропластного генома у многолетнего дикорастущего родича кукурузы — теосинте *Zea perennis* (Doebley, 1989). При анализе нескольких образцов этого вида оказалось, что большинство растений обладает как ядерными (рибосомными), так и хлоропластными генами, наиболее сходными с соответствующими генами *Z. diploperennis*. Однако некоторые растения из одного образца несли атипичный хлоропластный геном, несколько сходный с хлоропластным геномом *Z. mays*, хотя ни у одного из таксономических вариантов *Zea* (в том числе у 140 образцов *Z. mays*) точно такого генома не обнаружили. Был сделан вывод, что этот геном был интрогрессирован от какого-то неизвестного вида, возможно, еще существующего в той местности, откуда взят образец (так как некоторые растения из этого образца несли типичный хлоропластный геном *Z. perennis*).

Сравнение хлДНК внутривидовых таксонов

Работа с видами *Zea* наглядно показывает, каким тонким инструментом анализа может быть хлДНК: здесь были обнаружены различия в пределах одного образца. Если бы авторы не исследовали каждое растение отдельно или ограничились изучением только одного образца (имеющего растения с атипичным хлоропластным геномом), они могли бы прийти к ошибочным выводам о связях вида *Z. perennis*. Нужно сказать, что такого рода опасность осознавалась исследователями, занимавшимися хлДНК, с самого начала. Вопрос о внутривидовой, меж- и внутрипопуляционной вариабельности хлДНК возник сразу же после начала проведения работ с нею, хотя число специальных исследований еще не велико.

У злака *Pennisetum americanum* из 12 географически различных образцов не было обнаружено вариабельности по хлДНК (Clegg et al., 1984). Из 100 растений *Lupinus texensis*, принадлежащих к 21 популяции, у 88 хлоропластные геномы были идентичными, а у 12 (из 3 популяций) они имели по нескольку мутаций (Banks, Birky, 1985). При исследовании комплекса видов *Lisianthus skinneri* было изучено по 25 растений из 7 популяций, представляющих собой 5 видов, и ни в одном случае внутрипопуляционного полиморфизма хлДНК обнаружено не было; из 3 популяций *L. skinneri* s. str. 2 имели идентичные хлоропластные геномы, а 3-я — с незначительными отличиями (Sytsma, Schaal, 1985). Сообщалось об очень низкой внутривидовой вариабельности хлДНК у видов *Populus*

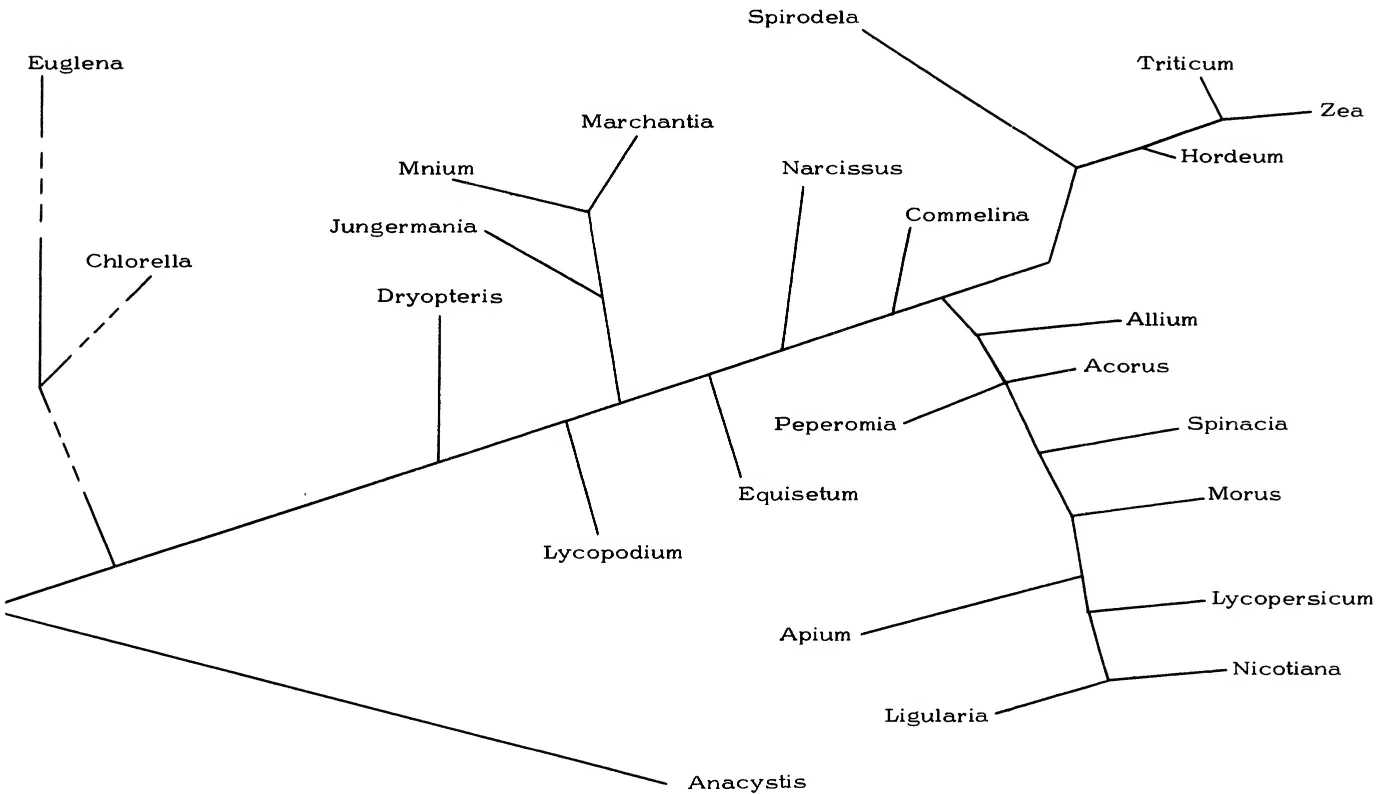


Рис. 4. Филогенетическое древо хлоропластных 4.5S рРНК (Троицкий и др., 1989).

(Smith, Sytsma, 1990). В то же время у 2 видов *Pinus* был обнаружен внутрипопуляционный полиморфизм (Wagner et al., 1987). Сравнительно высокий уровень внутривидового полиморфизма был выявлен у некоторых видов сем. *Saxifragaceae* — *Heuchera grossularifolia, H.micrantha, Tolmiea menziensii* (Wolf et al., 1990; Soltis, Soltis, Ness, 1989; Soltis, Soltis, Ranker et al., 1989); авторы сделали вывод, что уровень внутривидовой вариабельности хлДНК в отдельных группах растений может быть относительно высоким, достаточным для того, чтобы давать эволюционную и филогенетическую информацию.

По мере того как накапливался материал, стало ясно, что представления о консерватизме хлДНК нельзя абсолютизировать, и было высказано предупреждение об опасности перепутать межвидовой полиморфизм с внутривидовым, если отсутствие последнего не доказано предварительно (Strauss, Doerksen, 1990).

Нуклеотидные последовательности хлоропластных генов и макросистематика

Говоря об использовании данных о строении хлДНК в систематике, нельзя не упомянуть о результатах секвенирования отдельных генов. К сожалению, ввиду значительной трудоемкости накопление данных происходит не так быстро, как хотелось бы, несмотря на совершенствование методов секвенирования. Последовательности генов более консервативны, чем геномы в целом, поэтому изучение их эволюции особенно перспективно в систематике высших таксонов.

Попытку оценить филогенетические отношения разных классов растений путем сравнения последовательностей хлоропластных генов рРНК (по собственным и литературным данным) предприняли А. В. Троицкий с соавторами (1989). Ими были построены дендрограммы, одна из которых приведена на рис. 4. Выводы, следующие из рассмотрения дендрограмм, согласуются с современной точкой зрения, согласно которой группа *Pteridophyta*, объединяющая хвощевидные, плауновидные и папоротниковидные, является искусственной. Сходство последовательностей генов *Mnium*, *Marchantia* и *Jungermannia* подтверждает монофилетичность моховидных. Покрытосеменные образовали монофилетическую группу, а однодольные — парафилетическую группу, разные представители которой отходят от «ствола» покрытосеменных. Лилейные оказались наиболее примитивной группой из исследованных однодольных, не связанной со злаками, а ряска существенно отделена от аира. Смущает авторов, по их признанию, разобщенность *Allium* и *Narcissus* и вклинивание между ними *Commelina.* Авторы полагают, что по характеру взаимоотношений однодольных между собой дендрограмма более всего согласуется с системой А. П. Хохрякова (1975), а топология части древа для двудольных — с системами А. Л. Тахтаджяна (1987) и A. Cronquist (1981). Вместе с тем оговорено, что сделанные выводы не следует воспринимать как абсолютные, так как «они основаны на построенных нами дендрограммах и справедливы постольку, поскольку последние отражают реальный процесс эволюции генотипов» (Троицкий и др., 1989 : 171).

Наибольшее количество данных получено по гену rbcL — большой субъединицы фермента рибулозодифосфат-карбоксилазы (Рубиско), кодируемой хлоропластной ДНК и состоящей из 1400 нуклеотидов. Показано, что уровень дивергенции последовательностей rbcL в пределах «хороших» семейств *Asteraceae, Fabaceae, Solanaceae* составляет 3—6% (Palmer et al., 1988). Он оказался гораздо выше в пределах сем. *Saxifragaceae* s. l. (Soltis, Soltis, Clegg et al., 1990). По данному признаку к представителям *Saxifragaceae* s. str. (*Astilbe*, *Heuchera*) близки роды *Itea, Penthorum* и даже представитель сем. *Hydrangeaceae* — *Carpentiera,* тогда как роды *Parnassia* и *Brexia* более удалены от них. Уже первые данные по этой сложной группе подтвердили, что *Saxifragaceae* s. l. — парафилетическая группа. Сделана попытка оценить отношения триб в

сем. *Poaceae* по данным о 8 родах, но авторы признают, что нужен более представительный материал (Doebley et al., 1990). Ведутся исследования гена rbcL в такой сложной группе, как подкласс *Caryophyllidae* (Gianassi et al., 1989).

Данные по гену rbcL и еще 2 хлоропластным генам для разных растений были использованы для оценки времени дивергенции однодольных и двудольных, которое оказалось равным 200 + 40 млн лет; время дивергенции саговниковых (*Zamia*) и покрытосеменных было определено равным примерно 340 млн. лет (Wolfe et al., 1989). Авторы считают, что их результаты поддерживают точку зрения систематиков, относящих происхождение покрытосеменных к триасу и даже более раннему периоду, т. е. задолго до того, как они стали преобладать на земле и накапливаться в отложениях.[1]

Кстати, последовательность участка гена rbcL была определена для одного из видов *Magnolia* (*M. latahensis*) из позднемиоценовых отложений (Golenberg et al., 1990). Работу удалось осуществить благодаря тому, что в этом отложении листья очень хорошо сохранились и были использованы новейшие методы молекулярной биологии. Оказалось, что последовательность гена ископаемого вида весьма сходна с таковой у современных таксонов *Magnolia, Liriodendron, Persea.* Авторы делают вывод, что анализ столь древней ДНК может позволить калибровать скорость накопления мутаций, проверять филогенетические гипотезы.

С геном rbcL связаны главные надежды молекулярных систематиков растений на то, что через несколько лет можно будет построить молекулярную филогению покрытосеменных и голосеменных (Palmer et al., 1988).

Заключение

Итак, ценность хлДНК как источника информации для систематики и филогении определяется следующим: уровень изменений в ее строении таков, что позволяет объективно и количественно сопоставлять его (по всему геному или частично) практически у всех растений (таксонов любого ранга). Выше мы продемонстрировали на конкретных примерах, для решения какого рода проблем уже оказалась полезной хлДНК. Наибольшее число примеров касается выяснения взаимосвязи видов одного рода и близких родов, что не удивительно, так как для решения проблем высших таксонов нужно больше данных. Однако есть обнадеживающие факты и в этой области.

Исследование становится более эффективным, если есть возможность сопоставить результаты анализа хлДНК не только с данными морфологии и других традиционных систематических дисциплин, но и с результатами изучения ядерных генов, изоферментов и других молекул. При этом уровень изменчивости хлДНК не всегда коррелирует с уровнем изменчивости других признаков, и анализу таких расхождений уделяется большое внимание (Sytsma, Smith, 1988; Schilling, Jansen, 1989). R. L. Smith и K. J. Sytsma (1990) подчеркивают необходимость осторожного подхода к анализу филогенетически информативных признаков различной природы (морфологических, молекулярных и пр.) и выступают против комбинации разных наборов признаков при анализе, как предлагает D. M. Hillis (1987; цит. по: Smitn, Sytsma, 1990), за предварительный анализ каждого из наборов с соответствующими проверкой и объяснением причин неконгруэнтности, если она обнаружится. На наш взгляд, такой подход является

[1] Нужно учитывать тот факт, что лежащее в основе указанных расчетов предположение о постоянстве темпов молекулярной эволюции (гипотеза «молекулярных часов») не всегда оправдывается, причем примеров подтверждения этой гипотезы на растениях меньше, чем на животных (Кимура, 1985). Что касается непосредственно хлДНК, то результаты, полученные в одних работах, подтверждают гипотезу «молекулярных часов» (Sytsma, Gottlieb, 1986a), а в других нет (Shilling, Jansen, 1989). Правда, авторы последней работы обнаружили, что при сравнении таксонов одинакового габитуса — травянистых или древесных — постоянство скорости дивергенции молекул наблюдается, а при сравнении травянистых с древесными — нет.

наиболее перспективным с точки зрения пользы как для теоретической, так и для практической систематики.

Автор выражает благодарность И. Я. Гудковой за помощь при оформлении статьи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Боброва В. К., Троицкий А. В. Гомологии в хлоропластных ДНК высших растений. II. Дивергенция нуклеотидных последовательностей хлоропластных ДНК покрытосеменных растений // Биол. науки. 1982. № 6. С. 22—26. — *Грант В.* Видообразование у растений. М.: Мир, 1984. 528 с. — *Кимура М.* Молекулярная эволюция: теория нейтральности. М.: Мир, 1985. 398 с. — *Молекулярные* основы геносистематики / Под ред. А. С. Антонова. М.: Изд-во МГУ, 1980. 286 с. — *Тахтаджян А.* Система магнолиофитов. Л.: Наука, 1987. 439 с. — *Троицкий А. В., Вальехо-Роман К. М., Мелеховец Ю. Ф.* и др. Реконструкция филогении высших растений по хлоропластным 4.5S и 5S рРНК. Нуклеотидные последовательности 4.5S рРНК из 5 видов растений // Журн. эвол. биохим. и физиол. 1989. Т. 25. № 2. С. 167—175. — *Хохряков А. П.* Соматическая эволюция однодольных. М.: Наука, 1975. 195 с. — *Banks J. A., Birky C. W.* Chloroplast DNA diversity is low in a wild plant, *Lupinus texensis* // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 1985. Vol. 22. N 20. P. 6950—6954 — *Berthou F., Mathieu C., Vedel F.* Chloroplast and mitohondrial DNA variation as indicator of phylogenetic relationships in the genus *Coffea* L. // Theor. Appl. Genet. 1983. Vol 65. N 1. P. 77—84. — *Bisaro D., Siegel A.* Sequence homology between chloroplast DNAs from several higher plants // Plant Physiol. 1980. Vol 65. N 2. P. 234—237. — *De Bonte L. R., Mathews B. F., Wilson K. G.* Variation of plastid and mitochondrial DNAs in the genus *Daucus* // Amer. J. Bot. 1984. Vol. 71. N 7. P. 932—940. — *Bruneau A., Doyle J. J., Palmer J. D.* A chloroplast DNA inversion as a subtribal character in the *Phaseoleae* (*Leguminosae*) // Syst. Bot. 1990. Vol 15. N 3. P. 378—386. — *Chase M. W., Palmer J. D.* Chloroplast DNA systematics of lilioid monocots: resources, feasibility and example from the *Orchidaceae* // Amer. J. Bot. 1989. Vol 76. N 12. P. 1720—1730. — *Clegg M. T., Rawson J. R., Thomas K.* Chloroplast DNA variation in pearl millet and related species // Genetics. 1984. Vol. 106. N 3. P. 449—461. — *Coates D., Cullis C. A.* Chloroplast DNA variability among *Linum* species // Amer. J. Bot. 1987. Vol. 74. № 2. P. 260—268. — *Cronquist A.* An integrated system of classification of flowering plants. Columbia: Univ. Press, 1981. 1262 p. — *Crowhurst R. N., Lints R., Atkinson R. G.* et al. Restriction fragment length polymorphisms in the genus *Actinidia* (*Actinidiaceae*) // Plant. Syst. Evol. 1990. Vol. 172. N 1—2. P. 193—203. — *Doebley J.* Molecular evidence for a missing wild relative of maise and the introgression of its chloroplast genome into *Zea perennis* // Evolution. 1989. Vol. 43. N 7. P. 1555—1559. — *Doebley J., Durbin M., Golenberg E. M.* et al. Evolutionary analysis of the large subunit of carboxylase (rbcL) nucleotide seqence among the grasses (*Gramineae*) // Evolution. 1990. Vol. 44. N 4. P. 1097—1108. — *Doyle J. J., Doyle J. L., Brown A. H.* Chloroplast DNA polymorphism and phylogeny in the B genome of *Glycine* subgenus *Glycine* (*Leguminosae*) // Amer. J. Bot. 1990. Vol. 77. N 6. P. 772—782. — *Doyle J. J., Doyle J. L., Brown A. H.* .D.et al. Multiple origins of polyploids in the *Glycine tabacina* complex inferred from chloroplast DNA polymorphism // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 1990. Vol. 87. N 2. P. 714—717. — *Duvall M. R., Doebley J. F.* Restriction site variation in the chloroplast genome of *Sorghum* (*Poaceae*) // Syst. Bot. 1990. Vol. 15. N 3. P. 472—480. — *French J. C., Kessler C. T.* Molecular systematics of *Araceae*: are *Acorus* and *Gymnostachys* aroids? // Amer. J. Bot. 1989. Vol. 76. N 6. Suppl. P. 242. — *Fritzsche K., Metzlaff M., Meltzer R.* et al. Comparative restriction endonuclease analysis and molecular cloning of plastid DNAs from wild species and cultivated varieties of the genus *Beta* L. // Theor. Appl. Genet. 1987. Vol. 74. N 5. P. 589—591. — *Gianassi D. E., Zurawski G., Clegg M. T.* Molecular systematics of the *Caryophyllidae* // Amer. J. Bot. 1989. Vol. 76. N 6. Suppl. P. 243. — *Golenberg E. M., Gianassi D. E., Clegg M. T.* et al. Chloroplast DNA sequence from a miocene *Magnolia* species// Nature. 1990. Vol. 344. N 6267. P. 656—658. — *Green R. M., Vardi A., Galun E.* The plastome of *Citrus*. Physical map, variation among *Citrus* cultivars and species and comparison with related genera // Theor. Appl. Genet. 1986. Vol. 72. N 2. P. 170—177. — *Hosaka K.* Who is the mother of the potato? — Restriction endonuclease analysis of chloroplast DNA of cultivated potatoes // Theor. Appl. Genet. 1986. Vol. 72. N 5. P. 606—618. — *Hosaka K., Hanneman R. E.* Origin of chloroplast DNA diversity in the Andean potatoes // Theor. Appl. Genet. 1988. Vol. 76. N 2. P. 333—340. — *Jansen R. K., Palmer J. D.* A chloroplast DNA inversion marks an ancient evolutionary split in the sunflower

family (*Asteraceae*) // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 1987. Vol. 84. N 16. P. 5818—5822. — *Jansen R. K., Palmer J. D.* Phylogenetic implications of chloroplast DNA restriction site variation in the *Mutisieae* (*Asteraceae*) // Amer. J. Bot. 1988. Vol. 75. N 5. P. 753—766. — *Jansen R. K., Wallace R. S., Kim U. J.* Phylogenetic implications of chloroplast DNA restriction site variation in the subtribe *Microseridinae* (*Asteraceae*: *Lactuceae*) // Amer. J. Bot. 1989. Vol. 76. N 6. Suppl. P. 248. — *Jatskeievych G., Stein D., Gastony G. J.* Chloroplast DNA evolution and systematics of *Phanerophlebia* (*Dryopteridaceae*) and related fern genera // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 1988. Vol. 85. N 8. P. 2589—2593. — *Kaneko T., Terachi T., Tsunewaki K.* Studies of the origin of crop species by restriction endonuclease analysis of organellar DNA. II. Restriction analysis of the DNA of 11 *Prunus* species // Japan J. Genet. 1986. Vol. 61. N 2. P. 157—168. — *Keeley S. C., Jansen R. K.* Chloroplast DNA evidence for tribal placement of *Brachylaena tarchonanthes* and *Pluchea* (*Asteraceae*) // Amer. J. Bot. 1989. Vol. 76. N 6. Suppl. P. 250. — *Kim K. J., Jansen R. K., Turner B. L.* Phylogenetic impications of chloroplast DNA restriction site variation in the tribe *Heliantheae* (*Asteraceae*) // Amer. J. Bot. 1989. P. 251. — *Lamppa G. K., Bendich A. J.* Chloroplast DNA sequence homologies among vasculaґ plants // Plant Physiol. 1979. Vol. 63. N 4. P. 660—668. — *Lavin M., Bruneau A., Doyle J. J.* et al. Loss of the chloroplast DNA inverted repeat as a tribal character in the *Leguminosae* // Amer. J. Bot. 1988. Vol. 75. N 6. Suppl. P. 189. — *Lumaret R., Bowman C. M., Dyer T. A.* Autopolyploidy in *Dactylis glomerata* L.: further evidence from studies of chloroplast DNA variation // Theor. Appl. Genet. 1989. Vol. 78. N 3. P. 393—399. — *Milo J., Levy A., Ladizinsky G.* et al. Phylogenetic and genetic studies in *Papaver* section *Oxytona*: cytogenetics, isozyme analysis and chloroplast DNA variation // Theor. Appl. Genet. 1988. Vol. 75. N 6. P. 795—802. — *Morgan D. R., Simpson B. B.* A systematic study of *Machaeranthera* (*Asteraceae*) using chloroplast DNA analysis // Amer. J. Bot. 1989. Vol. 76. N 6. Suppl. P. 260. — *Palmer J. D.* Chloroplast DNA evolution and biosystematic uses of chloroplast DNA variation // Amer. Nat. 1987. Vol. 130. Suppl. P. 6—29. — *Palmer J. D., Jansen R. K., Michael H. G.* et al. Chloroplast DNA variation and plant phylogeny // Ann. Mis. Bot. Gard. 1988. Vol. 75. N 4. P. 1180—1206. — *Palmer J. D., Osorio B., Aldrich J.* et al. Chloroplast DNA evolution among legumes: loss of a large inverted repeat occurred prior to other sequence rearrangements // Curr. Genet. 1987. Vol. 11. N 4. P. 275—286. — *Palmer J. D., Shields C. R., Cohen D. B.* et al. Chloroplast DNA evolution and the origin of amphidiploid *Brassica* // Theor. Appl. Genet. 1983. Vol. 65. N 3. P. 181—189. — *Palmer J. D., Zamir D.* Chloroplast DNA evolution and phylogenetic relationships in *Lycopersicon* // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 1982. Vol. 79. N 12. P. 5006—5010. — *Perl-Treves R., Galun E.* The *Cucumis* plastome: physical map, intrageneric variation and phylogenetic relationships // Theor. Appl. Genet. 1985. Vol. 71. N 3. P. 417—429. — *Proteins* and nucleic acids in plant systematics / Ed. by U. Jensen, D. E. Fairbrothers. Berlin: Springer-Verlag, 1983. 398 p. — *Ranker T. A., Haufler C. H., Soltis P. M.* et al. Genetic evidence for allopolyploidy in the neotropical fern *Hemionitis pinnatifida* (*Adiantaceae*) and the reconstruction of an ancestral genome // Syst. Bot. 1989. Vol. 14. N 4. P. 439—447. — *Ranker T. A., Soltis D. E., Soltis P. S.* et al. Subfamilial phylogenetic relationships of the *Bromeliaceae*: evidence from chloroplast DNA restriction site variation // Syst. Bot. 1990. Vol. 15. N 3. P. 425—434. — *Raubeson L. A., Jansen R. K.* Molecular evidence on conifer phylogeny: systematic structure variation in chloroplast genome // Amer. J. Bot. 1989. Vol. 76. N 6. Suppl. P. 222. — *Rieseberg L. H., Beckstrom-Sternberg S., Doan K. Helianthus annuus* ssp. *texanus* has chloroplast DNA and nuclear ribosomal RNA genes of *Helianthus debilis* ssp. *cucumerifolius* // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 1990. Vol. 87. N 2. P. 593—597. — *Rieseberg L. H., Carter R., Zona S.* Molecular tests of the hypotesized hybrid origin of two diploid *Helianthus* species (*Asteraceae*) et al. // Evolution. 1990. Vol. 44. N 6. P. 1498—1511. — *Rieseberg L. H., Soltis D. E., Palmer J. D.* A molecular reexamination of introgression between *Helianthus annuus* and *H. bolanderi* (*Compositae*) // Evolution. 1988. Vol. 42. N 2. P. 227—238. — *Ritland U., Clegg M. T.* Evolutionary analysis of plant DNA sequences // Amer. Nat. 1987. N 130. Suppl. P. 74—100. — *Rose R. J., Schlarbaum S. F., Small E. et al. Chloroplast genomic variation and phylogeny in Medicago* section *Intertextae* // Can. J. Bot. 1988. Vol. 66. N 6. P. 1352—1358. — *Sandbrink J. M., van Bruggen A. C., van Brederode J. V.* Patterns of infraspecific chloroplast DNA variation in species of *Silene* sect. *Elisanthe* // Bioch. Syst. Ecol. 1990. Vol. 18. N 4. P. 233—238. — *Schilling E. E., Jansen R. K.* Restriction fragment analysis of chloroplast DNA and the systematics of *Viguiera* and related genera (*Asteraceae— Helianthaeae*) // Amer. J. Bot. 1989. Vol. 76. N 12. P. 1769—1778. — *Shoemaker R. C., Hatfield R. M., Palmer R. G.* et al. Chloroplast DNA variation in the genus *Glycine* subgenus *Soja* // J. Heredity. 1986. Vol. 77. N 1. P. 26—30. — *Smith R. L., Sytsma K. J.* Evolution of *Populus nigra* (sect. *Aigeiros*): introgressive hybridisation and the chloroplast contribution of Populus alba (sect. Populus) // Amer. J. Bot. 1990. Vol. 77. N 9. P. 1176—1187. —

Soltis D. E., Soltis P. S. Allopolyploid speciation in *Tragopogon*: insights from chloroplast DNA // Amer. J. Bot. 1989. Vol. 76. N 8. P. 1119—1124. — *Soltis D. E., Soltis P. S., Bothel K. D.* Chloroplast DNA evidence for the origins of the monotypic *Bensoniella* and *Conimitella* (*Saxifragaceae*) // Syst. Bot. 1990. Vol. 15. N 3. P. 349—362. — *Soltis D. E., Soltis P. S., Clegg M. T.* et al. rbcL secuence divergence and phylogenetic relationships in *Saxifragaceae* sensu lato// Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 1990. Vol. 87. N 12. P. 4640—4644.— *Soltis D. E., Soltis P. S., Ness B. N. Chloroplast DNA variations and multiple origins of* autopolyploidy in *Heuchera micrantha* (*Saxifragaceae*) // Evolution. 1989. Vol. 43. N 3. P. 650—656. —*Soltis D. E., Soltis P. S., Ranker T. A.* et al. Chloroplast DNA variation in a wild plant *Tolmiea menziesi* // Genetics. 1989. Vol. 121. N 4. P. 819—826.— *Soreng R. J., Davis J. I., Doyle J. J.* A phylogenetic analysis of chloroplast DNA restriction site variation in *Poaceae* subfam. *Pooideae* // Plant. Syst. Evol. 1990. Vol. 172. N 1-4. P. 83—97. — *Strauss S. H., Doerksen A. H.* Restriction fragments analysis of Pine phylogeny // Evolution. 1990. Vol. 44. N 4. P. 1081—1096.— *Strauss S. H., Palmer J. D., Howe G. T.* et al. Chloroplast genomes of two conifers lack a large inverted repeat and are extensively rearranged // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 1988. Vol. 85. N 11. P. 3898—3902.— *Sun J., Simpson B. B.* Chloroplast DNA systematics of the North American genera of the tribe *Astereae* (*Compositae*) // Amer. J. Bot. 1989. Vol. 76. N 6. Suppl. P. 274. — *Sytsma K. J., Gottlieb L. D.* Chloroplast DNA evolution and phylogenetic relationships in *Clarkia* sect. *Peripetasma* (*Onagraceae*) // Evolution. 1986a. Vol. 40. N 6. P. 1248—1261. — *Sytsma K. J., Gottlieb L. D.* Chloroplast DNA evidence for the origin of the genus *Heterogaura* from a species of *Clarkia* (*Onagraceae*) // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 1986b. Vol. 83. N 15. P. 5554—5557. — *Sytsma K. J., Smith J. F.* DNA and morphology: comparison in the *Onagraceae* //Ann. Mis. Bot. Gard. 1988. Vol. 75. N 4. P. 1217—1237. — *Sytsma K. J., Schaal B. A.* Phylogenetics of the *Lisianthus skinneri* (*Gentianaceae*) species complex in Panama utilizing DNA restriction fragment analysis // Evolution. 1985. Vol. 39. N 3. P. 594—608. — *Turner B. L., Kim K.-J.* An overview of the genus *Pyrrhopappus* (*Asteraceae*: *Lactuceae*) with emphasis on chloroplast DNA restriction site data // Amer. J. Bot. 1990. Vol. 77. N 7. P. 845—850. — *Wagner D. B., Furnier G. R., Saghai-Maroof M. A.* et al. Chloroplast DNA polymorphisms in lodgepole and jack pines and their hybrids // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 1987. Vol. 84. N 7. P. 2097—2100. — *Watson L., Jansen R. K., Estes J.* Tribal placement of *Marshallia* (*Asteraceae*) based on evidence from chloroplast DNA restriction site mapping //Amer. J. Bot. 1989. Vol. 76. N 6. Suppl. P. 281. — *Waugh R., van de Ven W. T. G., Phillips M. S.* et al. Chloroplast DNA diversity in the genus *Rubus* (*Rosaceae*) revealed by Southern hybridisation // Plant Syst. Evol. 1990. Vol. 172. N 1-4. P. 65—75. — *Wendel J. F.* New World tetraploid cotton contains Old World cytoplasm // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 1989. Vol. 86. N 11. P. 4132—4136. — *Wolf P. G., Soltis D. E., Soltis P. S.* Chloroplast-DNA and allozymic variation in diploid and autotetraploid *Heuchera grossularifolia* (*Saxifragaceae*) // Amer. J. Bot. 1990. Vol. 77. N 2. P. 232—244. — *Wolfe K. H., Gouy M., Jang J.-W.* et al. Date of the monocot-dicot divergence estimated from chloroplast DNA sequence data // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 1989. Vol. 86. N 16. P. 6201—6205.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова
АН СССР
Ленинград

Получено 24 IV 1991

SUMMARY

An analysis of chloroplast DNA as a tool of systematics of higher plants is considered, e. g. methods, approaches, trends and perspectives. The examples of successful application of chloroplast DNA data to the solution of systematic and phylogenetic problems at a different taxonomic levels and for the studies of mechanisms of speciation are presented.

УДК 581.552

В. И. Василевич

ДОМИНАНТЫ В РАСТИТЕЛЬНОМ ПОКРОВЕ

V. I. VASILEVICH. DOMINANT SPECIES IN THE VEGETATION COVER

Многие растительные ассоциации выделяются по доминирующим видам даже в том случае, если в основу классификации ставятся флористические критерии. Это связано с широким распространением сообществ, в которых в каждом ярусе один вид заметно преобладает над другими. Многие монодоминантные сообщества существуют на таких экотопах, где могут доминировать несколько видов, что проявляется в фитоценотической замещаемости видов. Преобладание одного из потенциальных доминантов объясняется формированием больших клонов рядом видов, положительной обратной связью между обилием вида, числом производимых им семян и обилием вида в следующем поколении. Захватив первым свободную площадь, такой вид может удерживать ее длительное время.

В последние годы в нашей стране возрос интерес к проблемам классификации растительности. К сожалению, эта работа ограничивалась в значительной мере лишь выделением классификационных единиц разного ранга и не сопровождалась разработкой теории и методики классификации растительных сообществ. Здесь не ставится задача сравнивать достоинства и недостатки разных подходов к классификации растительности. Хотелось бы остановиться лишь на роли доминирующих видов в растительном покрове и на их использовании в качестве критериев для выделения растительных ассоциаций.

Мне кажется, что некоторые геоботаники, работающие в области классификации растительности, не отдают себе ясного отчета в том, что наша задача — классифицировать сами растительные сообщества, а не индицируемые ими условия местообитания. Классификации экотопов и биотопов для фитоценологии так же важны, но различать их необходимо.

По-видимому, в своих спорах о том, какая классификация лучше — доминантная или флористическая, мы не продвинемся вперед ни на шаг, если четко не определим, что же собой представляют растительные сообщества, рациональную классификацию которых мы пытаемся создать. Конкретные растительные сообщества характеризуются как своим видовым составом, так и количественными соотношениями между видами. Это и позволяет нам отличать одно растительное сообщество от другого. При любом подходе к классификации мы стремимся выделять такие классификационные единицы (синтаксоны), в которых растительные сообщества оказывались бы наиболее сходными. Для единиц классификации растительности любого ранга важна общность по биомассе слагающих ее видов (а в качестве оценок биомассы часто используется обилие видов или проективное покрытие). В зависимости от ранга классификационной единицы эта общность может проявляться как на уровне вида (один доминирующий вид или группа совместно доминирующих видов), так и на уровне различных эколого-ценотических объединений видов (жизненные формы, экобиоморфы, эколого-ценотические группы видов и т. п.). Роль любого вида или их групп при классификации должна оцениваться их обилием. Из этого не следует, что только обильные виды должны служить основой при классификации. И чисто доми-

нантный, и чисто флористический подходы при их шаблонном применении дают неудовлетворительные результаты.

Иногда против использования доминирующих видов для классификации растительности выдвигают довод, что многие доминирующие виды имеют слишком широкую экологическую амплитуду. Действительно, в общем чем обильнее вид, тем шире его экологическая амплитуда, и географический ареал (Brown, 1984; Gaston, 1990). Однако, хотя колоколообразная (нормальная) форма кривой распределения обилия вида по градиенту фактора среды является далеко не универсальной (Austin, 1980; Maarel van der, 1980; Westman, 1980; Werger et al., 1983; Minchin, 1987), совершенно очевидно, что амплитуда условий среды, в которой вид обилен, гораздо уже его полной экологической амплитуды. Многочисленные примеры этого можно найти в экологических шкалах Л. Г. Раменского (Раменский и др., 1956). Доминирующие виды в области их высокого обилия являются по крайней мере не худшими индикаторами условий среды, чем виды малообильные.

Сторонники чисто флористической классификации растительности, очевидно, переоценивают индикационную точность флористического состава и дифференциальных видов. Каждый вид имеет достаточно широкую экологическую амплитуду. Виды с очень узкой экологической амплитудой оказываются нежизнеспособными. Узкая экологическая амплитуда, к тому же приуроченная к редким местообитаниям, занимающим незначительную площадь, приводит к тому, что большая часть зачатков попадает в непригодные местообитания, где вид не может укорениться (Василевич, 1979). Особенно это верно для видов ранних и средних стадий сукцессии (не только рудералов), которые вынуждены постоянно менять места своего произрастания.

Кроме того, в пределах своей экологической амплитуды подавляющее большинство видов встречается далеко не на каждой площадке. Флористическая неполночленность растительных сообществ — скорее, правило, чем исключение (Василевич, 1983). В этом легко убедиться, сравнив видовой состав геоботанических описаний, относимых к одной ассоциации, каким бы методом она ни была выделена. D. Muller-Dombois (1988) считает несовпадение флористического состава растительных сообществ одним из принципов их организации.

Во всех классификациях растительности, выполненных в странах Западной и Центральной Европы по принципам школы Браун-Бланке, очень большое число ассоциаций выделено в действительности по доминирующим видам. При характеристике таких ассоциаций достаточно традиционной становится фраза «доминирует единственный характерный вид ассоциации». Создается впечатление, что сторонники школы Браун-Бланке выделяют слишком узкие ассоциации, если исходить из их же принципов.

В основе использования доминирующих видов как основного критерия для выделения растительных ассоциаций лежат объективные закономерности. Действительно, имеется очень много растительных сообществ, где один вид заметно преобладает над остальными. Такие виды создают большую часть биомассы сообщества и имеют проективное покрытие, значительно превышающее проективное покрытие каждого из остальных видов. Эти виды контролируют большую часть площади своих сообществ; изменяя условия среды, влияют на характер и интенсивность круговорота веществ, создают консорции и пищевые цепи, определяя таким образом строение и функционирование локальной экосистемы. По доминирующим видам можно легко и объективно провести по крайней мере предварительную сортировку имеющихся геоботанических описаний.

Возникает вопрос: почему существует так много растительных сообществ, где один вид преобладает над остальными по биомассе или проективному покрытию? В статье «Почему существуют многовидовые растительные сообщества» (Василевич, 1979) я попытался показать, что, хотя дифференциация экологических ниш у растений весьма слабая, редко какой-либо вид обладает

достаточно сильными конкурентными преимуществами, чтобы полностью вытеснить из сообщества другие виды. Конкуренция идет лишь в зоне контакта особей разных видов, а варьирование условий среды во времени дает преимущества то одному, то другому виду.

Здесь я попытаюсь ответить на противоположный вопрос: почему во многих сообществах один вид получает значительное преобладание над всеми остальными?

Доминирующие виды очень различны по экологии и биологии; сообщества, в которых они преобладают, различаются по условиям местообитания, по их стабильности во времени; это первичные и вторичные сообщества и т. д. Одной причины, вызывающей доминирование самых разнообразных видов в разных условиях среды, быть не может.

Нередко считают, что монодоминантные сообщества, т. е. сообщества с абсолютным преобладанием одного вида, свойственны крайним условиям среды, где круг потенциальных доминантов сильно сужается за счет жесткого экотопического отбора. Отчасти это действительно так, но монодоминантные сообщества существуют и в тех условиях среды, где может доминировать несколько видов. Так, H. Tomaszewicz и S. Kłosowski (1985) показали, что в озерах одного из районов Польши встречается большое число водных растительных ассоциаций, каждая из которых характеризуется доминированием одного определенного вида, а их экологические амплитуды в значительной мере перекрываются по глубине воды, ее трофности и типу субстрата. Их данные, несомненно, свидетельствуют о наличии широкой фитоценотической замещаемости среди доминирующих видов водных растений.

Сообщества олиготрофных и мезотрофных сфагновых болот, как правило, имеют один преобладающий вид сфагнума в моховом покрове, но это объясняется не тем, что в данных условиях местообитания может доминировать лишь один вид сфагнума. Фитоценотическая замещаемость сфагнумов в этих условиях достаточно велика. Ранее нами было показано (Боч, Василевич, 1980), что по склону верхового болота в разных мочажинах чередуется несколько доминирующих видов сфагнума (*Sphagnum fallax, S. cuspidatum, S. majus*). Это не может быть связано с изменениями условий местообитания, так как в таком случае наблюдалась бы смена одного вида другим, а не чередование. Так почему же в каждой отдельной мочажине, на значительном ее отрезке, где делается одно геоботаническое описание, доминирует один вид сфагнума? Мочажины часто являются вторичными, т. е. возникают на месте менее обводненных гомотонных фитоценозов. Зачатки мочажин появляются в виде отдельных небольших понижений, в которых поселяются более гидрофильные виды сфагнов. Далее эти зачатки мочажин разрастаются в стороны. Безусловно, здесь имеет преимущества тот вид, который растет в исходном понижении. Большое значение имеет размножение спорами, хотя сфагны спороносят не обильно, и вегетативное размножение. Стебли сфагнов нередко ветвятся и обособляются при отмирании нижней части стебля.

Таким образом, мы можем убедиться в том, что даже в крайних условиях среды круг потенциальных доминантов достаточно широк, что позволяет проявляться фитоценотической замещаемости. Однако эти виды часто растут не в смеси с примерно равным обилием, а образуют, как правило, монодоминантные сообщества.

Попробуем поискать какие-то конкретные объяснения этого явления. Исследования в области популяционной экологии и биологии видов растений, значительно усилившиеся в последнее десятилетие, привели к ясному пониманию того, что многие виды образуют клоны, пространственные размеры которых могут быть очень большими. Подобные клоны образуют, например, *Pteridium aquilinum* (Watt, 1955), *Festuca rubra* (Silvertown, 1987) и многие другие длиннокорневищные виды. Геоботаники нередко описывают такие участки как особые фитоценозы. Не удивительно, что в пределах такого «фитоценоза» данный вид

оказывается обильным, преобладающим над другими по покрытию и биомассе. Вегетативное размножение дает виду преимущества над другими, так как оно происходит крупными зачатками, имеющими к тому же связь с материнским растением (Смирнова, 1987). Раз возникнув, такой клон имеет большие шансы распространиться и господствовать на занятой территории. Вероятно, многие водные растения являются клональными, иначе, чем объяснить существование многих монодоминантных фитоценозов в одном диапазоне глубин, на сходных субстратах и при сходном химизме воды. Однако только клональным ростом их существование не объяснишь. Более того, климаксовые сообщества во многих природных зонах образованы видами растений, которым не свойственны вегетативное размножение и образование клонов. Сообщества коренных бореальных лесов образованы в основном видами хвойных (*Picea abies*, *P. obovata*, *Pinus sylvestris*, виды *Larix*). В сообществах настоящих степей преобладают плотнодерновинные злаки (виды родов *Stipa*, *Festuca*, *Koeleria*, *Helictotrichon* — Лавренко, 1980). Монодоминантные сообщества пустынь образованы полукустарничками из родов *Artemisia*, *Salsola* и др.

В этих сообществах существует иной механизм создания и поддержания популяций с высоким обилием. Здесь главную роль играет семенное возобновление. Из работ по изучению распространения семян известно, что бóльшая их часть рассеивается на незначительное расстояние от материнского растения (Удра, 1982; Lack, Kay, 1987; Коржинский, 1988). Как правило, в «семенном дожде», который выпадает на площадь сообщества, преобладают семена тех видов, которые в нем обильны. Так, например, D. R. Peart (1989) изучал семенной дождь в прерии штата Калифорния (США) в пятнах с доминированием 5 видов: *Anthoxanthum odoratum*, *Deschampsia holciformis*, *Rhytidosperma pilosum*, *Holcus lanatus*, *Vulpia bromoides*. Размеры этих пятен — до 500 м^2, что соответствует по площади фитоценозам. В семенном дожде преобладают семена доминирующих видов, за исключением пятен с *Deschampsia holciformis*, где такое же участие принимают *Anthoxanthum* и *Holcus*. Во всех типах пятен появляются всходы тех видов, которые в них доминируют, но в пятнах *Deschampsia* преобладают всходы *Anthoxanthum* и *Holcus*. Эти виды внедряются в пятна с доминированием *Deschampsia*.

Семенной дождь — лишь один из факторов, определяющих успешность семенного воспроизведения популяции. Семенное воспроизведение — процесс с высокой степенью стохастичности. Подавляющее число семян и всходов гибнет. Для поддержания численности популяции на постоянном уровне достаточно того, чтобы из нескольких тысяч или миллионов семян, производимых растением за свою жизнь, лишь одно развилось во взрослое растение. Но и это непростая задача, так как для каждого отдельного семени эта вероятность очень мала.

Площадь любого фитоценоза неоднородна по условиям для прорастания семян и укоренения всходов какого-либо вида (Harper, 1977). Так, например, всходы ели укореняются и развиваются в подрост лишь на старом валеже, пнях и в других местах, лишенных мохового и травяно-кустарничкового покровов. Пригодные для возобновления ели места в каждый момент времени составляют незначительную часть площади фитоценоза. Кроме того, ель может существовать в виде угнетенного подроста под пологом ельника до 30—45 лет в зависимости от типа леса (Факторы регуляции..., 1983). Подрост бука может жить в тени более 100 лет, а подрост сахарного клена — не более 20 лет (Poulson, Platt, 1989). Для того чтобы этот подрост мог превратиться во взрослое плодоносящее дерево, над ним должно образоваться окно в результате ветровала или бурелома, что приведет к улучшению освещенности и снижению корневой конкуренции со стороны взрослых деревьев. По данным для разных регионов Земного шара, в спелых лесах окна образуются со скоростью 0.5—1.5% площади в год (Denslow, 1980; Hartshorn, 1980; Runkle, 1982; Runkle, Yetter, 1987; Nakashizuka, 1987; Martínez-Ramos et al., 1988; Barden, 1989; Spici, Franklin, 1989), а это также

уменьшает шансы подроста на выживание. К тому же окна могут быстро зарасти густым травяным покровом или подростом быстрорастущих пионерных видов, что будет препятствовать развитию подроста климаксовых древесных пород.

Каждый вид имеет свой набор факторов, вызывающих гибель семян, всходов и подроста, но итог для большинства видов один и тот же. Для обеспечения поддержания численности популяции необходимо огромное количество семян.

Большое число семян является необходимым, но недостаточным условием для успешного возобновления популяции. За время существования ценопопуляции условия могут измениться в такой степени, что семенное возобновление окажется абсолютно невозможным. В этом случае происходят сукцессии, в ходе которых одни обильные виды сменяются другими.

Существует положительная обратная связь между обилием вида, числом производимых им семян и обилием вида в следующем поколении. В результате обильный вид имеет высокую вероятность стать еще более обильным, а редкий вид — совсем исчезнуть. Естественно, что эта закономерность — лишь один из факторов, определяющих устойчивость и обилие вида в сообществе. Она проявляется только при прочих равных условиях, т. е. для видов, у которых в данном местообитании вероятности прорастания семян и укоренения всходов приблизительно равны. В такой ситуации эта закономерность обеспечивает устойчивое существование доминирующей ценопопуляции и монодоминантных сообществ в местообитаниях, где число потенциальных доминантов гораздо больше, а условия среды стабильные.

Что же определяет абсолютное доминирование одного из фитоценотически замещающих видов? Прежде всего это то, что Л. Г. Раменский (1925) назвал случайностями в распространении зачатков. При заселении обнаженного участка, нарушенного растительного сообщества или при появлении условий для внедрения видов следующей стадии сукцессии снабжение зачатками зависит от многих случайных обстоятельств. Количество поступающих в сообщество зачатков какого-либо вида определяется близостью к нему плодоносящих особей этого вида, интенсивностью плодоношения, направлением ветров или наличием переносчиков семян у зоохоров. Имеет существенное значение и банк семян в почве. Тот вид, который первым захватит площадь, уже в значительной степени обеспечит себе устойчивое существование.

Захватить свободную площадь значительно легче, чем потеснить вид с примерно теми же экологическими и фитоценотическими потенциями. При этом играют роль не только годы, но и недели опережения в появлении всходов (Ross, Harper, 1972; Benner, Bazzaz, 1987).

По данным R. Bradshow и G. Hannon (1989), участки широколиственных лесов сохранились в Средней Швеции, несмотря на изменения климата в течение последних 2 000 лет, в тех местах, где не было нарушений растительного покрова. После вырубок и пожаров они быстро сменяются сосной и елью. В ненарушенных сообществах широколиственные породы еще могут успешно возобновляться, но стоит только прервать постоянное поступление большого числа семян этих видов, как их позиции оказываются подорванными. Только после нарушений растительность приходит в соответствие с климатом.

В последние годы в общей экологии развивается теория иерархического строения сообщества (Kolasa, 1989). Согласно этой теории, каждое местообитание может рассматриваться как иерархическая структура, в которой каждая единица среды состоит из ряда субединиц. Виды различаются по степени специализации к условиям местообитания, что отражает амплитуду условий среды, используемых видом. Виды-специалисты используют более мелкие подразделения местообитаний, а виды-генералисты — более крупные. Из этой теории следует, что число видов-генералистов должно быть очень невелико, а так как они являются наиболее обильными, то существование монодоминантных сообществ непосредственно вытекает из этой теории. Теория иерархического строения рассматрива-

ется пока только на примерах сообществ животных. Я не уверен, что она полностью приложима к сообществам растений со слабой дифференциацией их экологических ниш. Для нас она интересна прежде всего тем, что позволяет обосновать монодоминантность совершенно иным путем.

После того как мы рассмотрели факторы, способствующие возникновению и устойчивому существованию монодоминантных растительных сообществ, перейдем к вопросу о том, в каких условиях среды могут встречаться монодоминантные сообщества.

Используем для этой цели понятие об экологическом пространстве (Goodall, 1963). Это многомерное пространство, в котором каждая ось представляет собой какой-то экологический фактор. Примером такого двумерного пространства может служить схема эколого-фитоценотических рядов В. Н. Сукачева или любая схема ординации, в которой оси отражают какие-либо экологические факторы. Так как существование растительных сообществ возможно лишь в пределах определенной амплитуды значений каждого экологического фактора и эти амплитуды у разных факторов не одинаковы, то часть экологического пространства, занятого растительностью, образует гиперэллипсоид. В связи с вопросом о существовании монодоминантных растительных сообществ в таком экологическом пространстве можно выделить 3 зоны.

1. Внешняя зона этого гиперэллипсоида — зона крайних условий существования растительности, в которых произрастает лишь весьма ограниченный набор видов. В этой зоне существование монодоминантных растительных сообществ определяется тем, что виды, способные доминировать в данных условиях, часто не имеют конкурентов. На бедных и сухих песчаных почвах в лесной зоне лишь сосна способна образовывать сомкнутые древесные сообщества, которые быстро восстанавливаются после вырубок и пожаров без смены древесных пород. Наиболее высокие гряды на олиготрофных грядово-мочажинных болотах — область безраздельного господства *Sphagnum fuscum*. Мокрые солончаки по берегам морей заняты сообществами *Salicornia europaea*, а пухлые солончаки с наибольшей концентрацией солей в континентальных условиях — сообществами *Halocnemum strobilaceum*.

Для этой зоны, которую можно назвать зоной экологически обусловленного монодоминирования, существует весьма четкая зависимость экотоп—доминант. В каждом типе экотопа может доминировать лишь один вид. Здесь случайности в заносе зачатков и фитоценотическая замещаемость видов не играют заметной роли. По-видимому, эта зона относительно неширокая. Лишь только условия среды становятся несколько более благоприятными для растительности, как сразу возрастает число потенциальных доминантов.

2. Следующая по направлению к центру зона гиперэллипсоида — зона существования преимущественно монодоминантных сообществ. В каждом местообитании этой зоны имеется, как правило, несколько претендентов на доминирование, и преобладание одного из них определяется и конкурентным вытеснением, и образованием больших клонов, и временем появления вида на данной территории. Это зона наиболее полного проявления фитоценотической замещаемости видов.

3. В центре гиперэллипсоида, в области средних значений всех экологических факторов, располагается зона с условиями, благоприятными для большого числа видов, способных доминировать. Здесь мы уже не встречаем монодоминантных сообществ, так как вышеприведенные механизмы их образования уже не действуют. Слишком много потенциальных доминантов в каждом таком экотопе, чтобы один из них мог вытеснить все остальные. В любой момент в экотоп поступают зачатки большого числа видов растений в примерно равном обилии, и положительная обратная связь между числом зачатков и обилием растений не может проявиться. В эту зону гиперэллипсоида входят дождевые тропические леса, хотя среди них имеются и монодоминантные

(Ричардс, 1961), многие сообщества кустарников средиземноморского климата (чапарраль, маквис, финбош Южной Африки и т. д.), в умеренной зоне — луга средних условий увлажнения, остепненные луга, луговые степи, некоторые широколиственные леса и т. п.

В двух последних зонах — в зоне фитоценотически определяемого доминирования и в зоне полидоминантных сообществ — их состав и количественные соотношения между видами во многом определяются статистическими закономерностями поступления и приживаемости зачатков. Они нелегко поддаются строгому количественному анализу, тем более если речь идет о сравнении очень малых вероятностей. Если, например, из одного миллиона семян, производимых растением, одно превращается во взрослое дерево, то можно считать такую популяцию процветающей, а если эта вероятность равна нулю, то популяция погибает. Различить такие вероятности по выборочным данным невозможно, но дело упрощается вследствие того, что смертность существенно различна на разных стадиях жизненного цикла. Высока смертность у семян и всходов. Экземпляры, дожившие до стадии подроста, уже имеют гораздо бо́льшую вероятность превратиться во взрослое дерево. Анализируя численность и распределение подроста по классам возраста, можно получить довольно четкое представление о судьбе популяции. Анализ возрастных спектров ценопопуляций также может дать ответ на этот вопрос.

Итак, монодоминантные фитоценозы представляют собой весьма интересный, но неоднородный по причинам возникновения природный феномен. Одни монодоминантные сообщества обусловлены экотопически. В них доминирующие виды существуют вне конкурентного давления со стороны других потенциальных доминантов. Но в значительной части экотопов число потенциальных доминантов существенно выше одного. В этой ситуации преобладание одного вида над всеми остальными определяется не столько небольшими различиями в конкурентоспособности и экологии видов, сколько относительно случайными, т. е. не связанными непосредственно со свойствами экотопа, обстоятельствами: обилием семян в момент заселения территории, способностью быстро формировать большие клоны.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Боч М. С., Василевич В. И. Состав и структура растительности грядово-мочажинного комплекса // Экология. 1980. № 3. С. 22—30. — *Василевич В. И.* Почему существуют многовидовые растительные сообщества // Бот. журн. 1979. Т. 64. № 6. С. 341—350. — *Василевич В. И.* Очерки теоретической фитоценологии. Л.: Наука, 1983. 247 с. — *Коржинский Я. В.* Изучение распространения плодов и семян для определения границ популяций // Перспективы теоретической фитоценологии. Тарту, 1988. С. 124—127. — *Лавренко Е. М.* Характеристика степей как типа растительности // Растительность европейской части СССР. Л.: Наука, 1980. С. 203—206. — *Раменский Л. Г.* Основные закономерности растительного покрова и их изучение. Воронеж. 1925. 27 с. — *Раменский Л. Г., Цаценкин И. А., Чижиков О. Н., Антипин Н. А.* Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М.: Сельхозгиз, 1956. 472 с. — *Ричардс П.* Тропический дождевой лес. М.: ИЛ, 1961. 448 с. — *Смирнова О. В.* Структура травяного покрова широколиственных лесов. М.: Наука, 1987. 207 с. — *Удра И. Ф.* Расселение древесных растений, их миграционные возможности и биогеографическая интерпретация событий четвертичного периода // Бот. журн. 1982. Т. 67. № 8. С. 1047—1059. — *Факторы* регуляции экосистем еловых лесов. Л.: Наука, 1983. 318 с. — *Austin M. P.* Searching for a model for use in vegetation analysis // Vegetatio. 1980. Vol. 42. N 1-3. P 11—21. — *Barden L. S.* Repeatability in forest gap research; studies in the Great Smoky Mountains // Ecology. 1989. Vol. 70. N 3. P. 558—559. — *Benner B. L., Bazzaz F. A.* Effects of timing of nutrient addition on competition within and between two annual plant species// J. Ecol. 1987. Vol. 75. N 1. P. 229—245. — *Bradshaw R., Hannon G.* The influence of disturbance on long-term successional processes in Swedish boreal forest // Stud. Plant Ecol. 1989. Vol. 18. P. 36—37. — *Brown J. H.* On the relationship between abundance and distribution of species // Amer. Natur. 1984. Vol. 124. N 2. P. 255—279. — *Denslow J. S.* Gap partitioning

among tropical rainforest tress // Biotropica. 1980. Vol. 12. N 2. Suppl. P. 47—55. — *Gaston K. J.* Patterns in the geographical ranges of species // Biol. Rev. 1990. Vol. 65. N 2. P. 105—129. — *Goodall D. W.* The continuum and individualistic association // Vegetatio. 1963. Vol. 11. N 5-6. P. 297—316. — *Harper J. L.* Population biology of plants. London: Acad. Press, 1977. 892 p. — *Hartshorn G. S.* Neotropical forest dynamics // Biotropica. 1980. Vol. 12. N 2. Suppl. P. 23—30. — *Kolasa J.* Ecological systems in hierarchical perspective: breaks in community structure and other consequences // Ecology. 1989. Vol. 70. N 1. P. 36—47. — *Lack A. T., Kay Q. Q. N.* Genetic structure, gene flow and reproductive ecology in sand-dune population of *Polygala vulgaris* // J. Ecol. 1987. Vol. 75. N 1. P. 259—276. — *Van der Maarel E.* On the interpretability of ordination diagrams // Vegetatio. 1980. Vol. 42. N 1-3. P. 43—45. — *Martinez-Ramos M., Alvares-Buyllo E., Sarukhán J., Pinero D.* Treefall age determination and gap dynamics in a tropical forest // J. Ecol. 1988. Vol. 76. N 3. P. 700—716. — *Minchin P. R.* Simulation of a multidimensional community patterns towards a comprehensive model // Vegetatio. 1987. Vol. 71. N 3. P. 145—156. — *Muller-Dombois D.* Community organization and ecosystem theory // Canad. J. Bot. 1988. Vol. 66. N 12. P. 2620—2625. — *Nakashizuka T.* Regeneration dynamics of beech forests in Japan // Vegetatio. 1987. Vol. 69. N 1-3. P. 169—175. — *Peart D. R.* Species interactions in a successional grassland. I. Seed rain and seedling recruitment // J. Ecol. 1989. Vol. 77. N 1. P. 235—251. — *Poulson T. L., Platt W. J.* Gap light regimes influence canopy tree diversity // Ecology. 1989. Vol. 70. N 3. P. 553—555. — *Ross M. A., Harper J. L.* Occupation of biological space during seedling establishment // J. Ecol. 1972. Vol. 60. N 1. P.77—88. — *Runkle J. R.* Patterns of disturbance in some old-growth mesic forests of eastern North America// Ecology. 1982. Vol. 63. N 5. P. 1533—1546. — *Runkle J. R., Yetter T. C.* Treefalls revisited gap dynamics in the Southern Appalachians // Ecology. 1987. Vol. 68. N 2. P. 417—424. — *Silvertown J. W.* Introduction to plant population ecology. 2-nd ed. N. Y.: Longman, 1987. 229 p. — *Spici T. A., Franklin J. F.* Gap characteristics and vegetation responce in coniferous forests of the Pacific Northwest // Ecology. 1989. Vol. 70. N 3. P. 543—545. — *Tomaszewicz H., Kłosowski S.* Roślinność wodna i szuwarowa jezior Pojezierza Sejneńskiego // Monogr. Bot. 1985. Vol. 67. P. 69—140. — *Watt A. S.* Bracken versus heather, a study in plant sociology // J. Ecol. 1955. Vol. 43. N 2. P. 490—506. — *Werger M. J. A., Louppen J. M. W., Eppink J. H. M.* Species performances and vegetation boundaries along an environmental gradient // Vegetatio. 1983. Vol. 52. N 3. P. 141—150. — *Westman W. E.* Gaussian analysis: indentifying environmental factors influencing bell-shaped species distributions // Ecology. 1980. Vol. 61. N 4. P. 733—739.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова
АН СССР
Ленинград

Получено 4 III 1991

SUMMARY

Many plant associations are distinguished according to dominant species even when floristic criteria are used for classification. It is associated with the fact that there are many plant communities, in which one species prevails over others significantly. A great part of these communities exists in environment where some species can dominate. In this situation phytocoenological substitution of dominants becomes apparent. The predominance of one of the potential dominants is explained by clonal growth of some dominant species, by positive feedback between abundance, seed rain and abundance of the species in the following generation. If these species invade free area, they may hold it for a long time.

УДК 581.3 : 582.736

Е. Б. Казачковская, М. А. Вишнякова, Л. И. Орел

САМОНЕСОВМЕСТИМОСТЬ И ОТМИРАНИЕ СЕМЯПОЧЕК ДО ОПЫЛЕНИЯ КАК ФАКТОРЫ СНИЖЕНИЯ СЕМЕННОЙ ПРОДУКТИВНОСТИ *MEDICAGO SATIVA* И *MEDICAGO VARIA* (*FABACEAE*)

E. B. KAZACHKOVSKAYA, M. A. VISHNYAKOVA, L. I. ORYOL. SELF-INCOMPATIBILITY AND PRE-FERTILIZATION ATROPHY OF THE OVULES AS THE FACTORS OF SEED PRODUCTIVITY DECREASE IN *MEDICAGO SATIVA* AND *MEDICAGO VARIA* (*FABACEAE*)

Изучены закономерности процесса семяобразования у 16 растений люцерны в зависимости от способа опыления. Исследованы фертильность семяпочек до опыления, качество оплодотворенных семяпочек и завязавшихся семян, характер роста пыльцевых трубок в пестике при свободном самоопылении. В пределах изученной выборки обнаружили вариабельность по всем перечисленным признакам. Выделили 2 автофертильных и 3 полностью автостерильных растений. В условиях полной обеспеченности опылителями семенная продуктивность люцерны при свободном опылении является главным образом функцией фертильности женской генеративной сферы, определяемой до опыления. При самоопылении фактором снижения семенной продуктивности является самонесовместимость. Она проявляется в отсутствии прорастания пыльцевых зерен на рыльце и ингибировании роста пыльцевых трубок в столбике и завязи. Три детерминанты снижения семенной продуктивности люцерны — стерильность семяпочек до опыления, отмирание оплодотворенных семяпочек, самонесовместимость — действуют независимо друг от друга и, по-видимому, отражают существование 3 генетических систем.

У *Medicago sativa* L. и *M. varia* T. Martyn, как и у большинства растений, наблюдается разрыв между реальной семенной продуктивностью (числом полноценных семян) и потенциальной продуктивностью (числом семяпочек). Снижение семенной продуктивности обусловлено целым комплексом причин. Часто наблюдается и полное отсутствие семян (Орел и др., 1985).

Растения люцерны не завязывают семена при отсутствии опылителей (в случае нарушения естественных местообитаний последних). Семяпочки неопыленных цветков в течение 1—9 дней претерпевают определенные изменения, в дальнейшем они дегенерируют, цветки засыхают и опадают (Орел, Казачковская, 1989).

Отсутствие завязывания семян у люцерны связано также и с женской стерильностью (Орел и др., 1985; Орел и др., 1990). Такие растения легко выделялись в посевах по обильному цветению и отсутствию плодов (Орел и др., 1990). Семяпочки у них отмирали. При формировании в завязи 2—3 фертильных семяпочек, когда остальные семяпочки остаются стерильными, развитие первых в семя осуществляется редко, хотя образование одного семени в бобе вполне возможно.

На уровень семенной продуктивности *Medicago sativa, M. varia* (Орел и др., 1985; Орел и др., 1991), а также других видов люцерны (Верещагина, Колясникова, 1986) оказывает влияние стерилизация части семяпочек завязи еще до опыления, которая обусловлена генетической конституцией растений, в частности гомозиготностью по рецессивным fs-аллелям, детерминирующим недо-

развитие интегументов семяпочки (Bingham, Hawkins-Pfeiffer, 1984). Имеющийся эмбриологический материал дает возможность предполагать, что разнообразно проявляющаяся женская стерильность люцерны обусловлена мутантными генами, детерминирующими мейоз (мей-гены), спорогенез и гаметогенез, синтез крахмала — запасного вещества в зародышевом мешке. Предстоит изучить генетику тех морфологических признаков семяпочки и женского гаметофита, изменчивость которых в результате мутации приводит в дальнейшем к недоразвитию семян. Морфологические аномалии в развитии женской генеративной сферы возникают на всех этапах развития и для люцерны подробно описаны (Орел и др., 1985; Орел и др., 1986; Орел и др., 1987; Орел, Казачковская, 1989, 1991; Орел и др., 1990; Орел и др., 1991).

При самоопылении, когда завязываемость семян в несколько раз ниже, чем при свободном опылении, работают механизмы самонесовместимости. Изучение этих механизмов у люцерны предпринималось не однажды (Cooper, Brink, 1940; Sayers, Murphy, 1966; Квасова, 1975; Квасова, Шумный, 1977; Орел и др., 1985; Вишнякова, 1986). Отмечают несколько обстоятельств, препятствующих завязыванию семян после самоопыления: отсутствие прорастания пыльцы на рыльце, торможение пыльцевых трубок в столбике, отсутствие вхождения пыльцевых трубок в семяпочки и отмирание семян после самооплодотворения. По мнению некоторых авторов (Квасова, 1975; Квасова, Шумный, 1977), каждое из перечисленных положений per se определяет автостерильность некоторой части цветков в популяции.

Известно, что при вскрывании цветка люцерны в момент опыления насекомыми на рыльце одновременно попадают собственная пыльца и смесь пыльцы, принесенной опылителем. Поэтому в одном пестике возможны перекрестное и самоопыление и, по-видимому, сочетание явлений перекрестной и самонесовместимости. Перекрестная несовместимость должна проявляться, вероятно, в торможении роста пыльцевых трубок при определенной генетической конституции отцовской и материнской форм по факторам гаметофитной системы самонесовместимости. Однако у люцерны эти явления мало привлекали внимание исследователей.

Перспективы совершенствования современных сортов люцерны связывают с созданием ее автофертильных форм, поэтому изучение механизмов самостерильности представляется актуальным. Однако все исследователи, занимавшиеся самонесовместимостью люцерны, не связывали особенности процессов самоопыления и самооплодотворения с другими эмбриологическими характеристиками, в частности со стерильностью семяпочек. Однако установленные недавно факты постоянной дегенерации части семяпочек в завязях люцерны еще до опыления заставляют задуматься над тем, влияет ли состояние семяпочек к моменту оплодотворения на проявление механизмов самонесовместимости.

Уточнению оценки этих явлений в степени автостерильности люцерны и посвящена настоящая статья.

Материал и методика

В опыте было использовано 16 растений 2-го года жизни из популяций *M. sativa* и *M. varia*. Часть побегов растения накрывали марлевым изолятором, под которым производили искусственный триппинг и перекрестное опыление цветков смесью пыльцы с соседних растений этих же популяций. На свободно цветущих побегах утром до начала лёта насекомых отмечали распустившиеся цветки. Впоследствии цветки, вскрытые пчелами, этикетировали. Фиксацию цветков после 3 вариантов опыления производили в ацетоалкоголе (3 : 1) через 4, 8, 24, 48, 72, 96 ч. Материал исследовали разработанными в отделе цитологии и анатомии ВИР экспресс-методами определения фертильности семяпочек лю-

церны по их морфологии и наличию крахмала в зародышевом мешке (Орел и др., 1990). Для изучения роста пыльцевых трубок в пестиках использовали люминесцентный метод выявления каллозы после обработки анилиновым синим.

Анализ завязываемости семян в конце сезона проводили, учитывая в соответствии с разработанными методиками завязываемость семян в бобах 5 случайно собранных соцветий (Иванов и др., 1982).

Фертильность пыльцы проверяли путем окрашивания ее в ацетокармине. У всех исследованных растений она была достаточно высокой.

Для получения полутонких срезов пестики фиксировали в глутаральдегиде (2.5%-м растворе в 0.1 *M* фосфатном буфере, pH=7.1) и 1%-м растворе тетраокиси осмия. Материал после традиционных приемов обезвоживания заключали в эпоновые смолы. Срезы 1—2 мкм толщ. окрашивали толуидиновым синим.

Результаты исследования

Комплексное исследование фертильности 16 растений люцерны включало в себя определение фертильности семяпочек и числа завязавшихся семян, а также изучение роста пыльцевых трубок в пестике после принудительного самоопыления, т. е. искусственного триппинга предварительно изолированных цветков. В качестве контроля служил анализ сходных параметров у свободноопыляемых и искусственно опыленных смесью пыльцы цветков этих же растений (без кастрации).

В нашей работе мы избегали усреднения данных, поскольку, как показало наше исследование и как неоднократно подчеркивалось ранее, растения люцерны обладают большой генотипической и эмбриологической гетерогенностью, обус-

ТАБЛИЦА 1

Потенциальная семенная продуктивность и фертильность семяпочек люцерны (приведены средние значения для каждого класса)

Классы фертильности семяпочек	№ растения	Число семяпочек в 20 завязях, шт.	Число семяпочек в 1 завязи, шт.	Число фертильных семяпочек в 1 завязи	
				шт.	%
I	*1*	210	10.5	1.3	12.4
	2	200	10.0	2.8	28.0
	3	220	11.0	3.2	29.1
	4	190	9.5	2.8	29.5
Среднее		205	10.3	2.5	24.8
II	*5*	198	9.9	3.0	30.3
	6	214	10.7	3.4	31.8
	7	220	11.0	4.0	36.3
	8	228	11.4	4.7	41.2
	9	224	11.2	4.8	42.9
	10	200	10.0	4.5	45.0
	11	206	10.3	5.1	49.5
	12	240	12.0	6.0	50.0
Среднее		216	10.8	4.4	41.4
III	*13*	208	10.4	5.4	51.9
	14	214	10.7	5.6	52.3
	15	158	7.9	4.2	53.1
	16	222	11.1	6.5	58.5
Среднее		200	10.0	5.4	53.9

ТАБЛИЦА 2

Число оплодотворенных семяпочек и завязавшихся семян у люцерны при свободном опылении в зависимости от фертильности семяпочек (приведены средние значения для каждого вида)

Классы фертильности семяпочек	№ растения	Число исследованных семяпочек, шт.	Число семяпочек в 1 завязи, шт.	Число оплодотворенных семяпочек в 1 завязи		Число завязавшихся семян в 1 завязи		Число дегенерировавших семяпочек после оплодотворения в 1 завязи	
				шт.	%	шт.	%	шт.	%
I	*1*	374	11.0	1.6	14.4	1.5	13.6	0.1	0.9
	2	384	10.1	2.5	24.8	2.4	23.7	0.1	1.0
	3	381	11.2	3.7	33.0	2.4	21.4	1.3	11.6
	4	59	9.8	2.8	28.6	2.7	27.5	0.1	1.0
Среднее			10.5	2.7	25.2	2.3	21.5	0.4	3.6
II	*5*	305	10.5	3.2	30.5	3.0	28.6	0.2	1.9
	6	371	10.9	2.7	24.8	0.8	7.3	1.9	17.4
	7	464	11.6	3.1	26.1	2.2	18.9	0.9	7.8
	8	264	11.0	4.6	41.8	4.7	42.7	0	0
	9	339	11.7	5.0	42.7	1.5	12.8	3.5	30.0
	10	368	10.5	3.9	37.1	3.3	31.4	0.6	5.7
	11	426	11.8	4.7	39.8	4.7	39.8	0	0
	12	500	11.9	7.3	61.3	4.3	36.1	3.0	25.2
Среднее			11.2	4.3	38.0	3.1	27.2	1.3	11.0
III	*13*	164	10.3	3.9	37.9	3.8	36.8	0.1	1.0
	14	367	10.5	7.3	69.5	3.4	32.3	3.9	37.1
	15	242	8.3	3.6	43.3	2.9	34.9	0.7	8.4
	16	436	10.9	4.6	42.2	4.7	43.1	0	0
Среднее			10.0	4.8	48.2	3.7	36.8	1.2	11.6

ловливающей значительную изменчивость уровня семяобразования (Орел, Казачковская, 1991).

Фертильность семяпочек. К моменту цветения в цветках люцерны определенное число семяпочек отмирает. На основе систематизации морфологических признаков стерильности семяпочек, проведенной в ходе предшествующей работы (Орел, Казачковская, 1991), установлено, что доля фертильных семяпочек, имевшихся в завязи к моменту опыления, колебалась от 12.4 до 58.4%. По степени фертильности семяпочек все исследованные растения были разделены на 3 класса. К *I* классу (с низкой фертильностью семяпочек) мы отнесли растения, где этот показатель равен 10—30%; ко *II* классу (со средней фертильностью семяпочек) — растения с амплитудой признака 30.1—50%; к *III* классу (со сравнительно высокой фертильностью семяпочек) — растения с фертильностью семяпочек выше 50%. Это подразделение помогает избежать общего, довольно грубого усреднения данных и соотносить результаты по завязываемости семян не с обезличенным средним, а с более определенным показателем женской фертильности, свойственной конкретной группе растений. В *I* классе фертильность семяпочек равнялась в среднем 24.8, во *II* — 41.4, в *III* — 53.9% (табл. 1).

Количество оплодотворенных семяпочек. Учитывались семяпочки с вошедшими в микропиле пыльцевыми трубками, а также семяпочки, разросшиеся в течение первых 4 сут после оплодотворения.

Установлено, что при свободном опылении оплодотворялось от 14.5 до 69.5% имеющихся в завязи семяпочек (табл. 2). При этом число неопыленных, т. е.

ТАБЛИЦА 3

Число оплодотворенных семяпочек и завязавшихся семян у люцерны при самоопылении в зависимости от фертильности семяпочек (приведены средние значения для каждого класса)

Классы фертильности семяпочек	№ растения	Число исследованных семяпочек, шт.	Число семяпочек в 1 завязи, шт.	Число оплодотворенных семяпочек в 1 завязи		Число завязавшихся семян в 1 завязи		Число дегенерировавших семяпочек после оплодотворения в 1 завязи	
				шт.	%	шт.	%	шт.	%
I	*1*	363	11.0	0.4	3.6	0.4	3.6	0	0
	2	326	10.1	1.2	11.9	0	0	1.2	11.9
	3	407	10.7	3.0	28.3	2.6	24.3	0.4	3.7
	4	422	11.4	1.7	14.9	1.7	14.9	0	0
Среднее			10.8	1.6	14.7	1.2	10.7	0.4	3.9
II	*5*	255	10.2	2.2	21.6	2.1	20.6	0.1	1.0
	6	258	11.2	1.8	16.1	0.1	1.0	1.7	15.2
	7	330	11.0	0	0	0	0	0	0
	8	441	10.8	3.7	34.2	3.5	32.4	0.2	1.9
	9	370	11.2	1.3	11.6	0.4	3.6	0.9	8.0
	10	365	9.6	1.4	14.6	1.2	12.5	0.2	2.1
	11	353	11.4	0.9	7.9	0.1	0.9	0.8	7.0
	12	473	11.0	2.1	19.0	2.1	19.0	0	0
Среднее			10.8	1.7	15.4	3.6	11.3	0.5	4.5
III	*13*	357	9.9	1.8	18.2	1.7	17.2	0.1	1.0
	14	265	9.8	1.0	10.2	0	0	1.0	10.2
	15	277	7.2	1.7	23.6	1.5	20.8	0.2	2.8
	16	414	11.2	2.8	20.4	2.8	20.4	0	0
Среднее			9.5	1.8	18.1	1.5	14.6	0.3	3.5

не посещенных насекомыми, цветков составило 4.6%. При самоопылении число оплодотворенных семяпочек было значительно ниже. У растения *7* оплодотворения не происходило вообще. У растения *1* этот показатель был чрезвычайно низким — 3.6%. В целом количество оплодотворенных семяпочек у исследованных растений после самоопыления колебалось от 0 до 32.4% (табл. 3).

Метод определения фертильности семяпочек по наличию в них крахмала отражает функциональное состояние семяпочки к моменту опыления. В большинстве случаев он позволяет прогнозировать развитие оплодотворенной семяпочки в полноценное семя. Ранее отмечено, что неполноценные зародышевые мешки могут быть оплодотворены, но в дальнейшем они дегенерируют (Орел, Казачковская, 1991). Это является причиной различий показателей определяемой визуально стерильности семяпочек и числа оплодотворенных семяпочек.

Например, количество оплодотворенных семяпочек у растений *12* и *14* на 11.3 и 17.2% соответственно превысило определенный нами уровень их фертильности (табл. 1, 2). Однако данные по завязываемости семян у этих растений позволяют говорить о том, что были оплодотворены семяпочки, которые имели определенную степень неполноценности, учтенную нами при оценке их фертильности, но не влияющую на их аттрактивные свойства по отношению к пыльцевым трубкам. Степень деструктивных процессов, влияющих на аттрактивность семяпочек, определить трудно.

Менее понятным кажется другое отклонение, когда количество оплодотворенных семяпочек заметно ниже числа фертильных. Например, у растений *11*, *13*, *16* эта разница составила 17.5, 14.0 и 16.3% соответственно (табл. 1, 2). В целом же корреляционная зависимость между признаками «количество фертильных се-

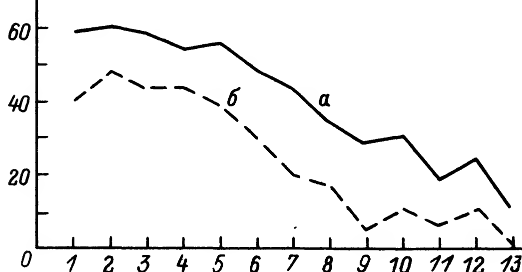


Рис. 1. Количество оплодотворенных семяпочек в зависимости от позиции в завязи и способа опыления.

а — свободное опыление, *б* — самоопыление. По оси абсцисс — позиция семяпочки в завязи (*1* — апикальная семяпочка); по оси ординат — количество оплодотворенных семяпочек, %.

мяпочек до опыления» и «количество оплодотворенных семяпочек» была положительной и довольно высокой при свободном опылении. Особенно наглядно это проявляется в пределах классов растений, выделенных нами по уровню фертильности семяпочек. Коэффициент корреляции между этими признаками при свободном опылении $r = +0.82$.

При самоопылении, напротив, не выявилось четкой зависимости между числом фертильных и числом оплодотворенных семяпочек ($r = +0.26$). Объяснение этого, по нашему мнению, следует искать в характере прогамной фазы оплодотворения.

Рост пыльцевых трубок в пестике. Известно, что у люцерны после триппинга на рыльце попадает большое количество пыльцы. При свободном опылении наряду с пыльцой, принесенной насекомым-опылителем, на рыльце неизбежно должна попадать и своя пыльца, так как при ударе лодочки о лепесток-парус происходит взрывчатое вскрывание пыльников. При принудительном самоопылении на рыльце имеется только собственная пыльца.

После прорастания пыльцы в секрете рыльца (см. таблицу-вклейку, *1*) образующиеся пыльцевые трубки пучком входят в проводниковую ткань столбика. Контрольное опыление смесью пыльцы позволило установить, что через 4 ч около 10% пыльцевых трубок проходит столбик и входит в завязь, располагаясь по поверхности плаценты. Вхождение пыльцевых трубок в семяпочки при искусственном опылении смесью пыльцы наблюдали через 8 ч после опыления. Последовательность оплодотворения при свободном и искусственном перекрестном опылении в целом соответствовала линейному расположению семяпочек (см. таблицу-вклейку, *3*).

Для подсчета частоты оплодотворения семяпочек в зависимости от положения в завязи было взято 6 растений. Оказалось, что частота оплодотворения семяпочек имеет базипетальный градиент, т. е. бóльшая часть оплодотворенных семяпочек приходится на апикальную часть завязи (рис. 1, *а*, *б*). Как правило, до конца завязи доходит лишь часть пыльцевых трубок, вошедших в нее. Эта разница определяется числом пыльцевых трубок, вошедших в семяпочки, и числом трубок, остановившихся в завязи.

При самоопылении временны́е параметры прогамной фазы оплодотворения несколько отличаются от параметров контрольного перекрестного и свободного опыления. Через 4 ч пыльцевые трубки в отличие от контроля еще не были отмечены в завязи, а через 8 ч только у части растений наблюдали вхождение пыльцевых трубок в семяпочки. Количество оплодотворенных семяпочек к этому времени было значительно ниже, чем при перекрестном опылении.

В большинстве искусственно триппингованных цветков пыльцы на рыльце было много. Однако значительная часть пыльцевых зерен на рыльце не прорастает. На срезах рылец непроросшие пыльцевые зерна заполнены темным содержимым (см. таблицу-вклейку, *1*, *2*). Часть образовавшихся пыльцевых трубок по мере

роста останавливается в столбике. На срезах столбика в трубках, остановившихся в росте, выявляется цитоплазма (см. таблицу-вклейку, *4, 5*), которая, как известно, присутствует только в апикальной части трубки.

Таким образом, в завязь у самоопыленных цветков входит лишь незначительное число пыльцевых трубок. При этом они часто проходят мимо фертильных семяпочек, не заходя в микропиле (см. таблицу-вклейку, *6*). В большинстве пестиков пыльцевые трубки останавливаются по мере роста в завязи и не дорастают до базальных семяпочек. Как и при свободном опылении, большое число оплодотворенных семяпочек приходится на верхнюю часть завязи (рис. 1, *б*). При самоопылении это зачастую можно объяснить полным отсутствием пыльцевых трубок в нижней части завязи.

Пыльцевые трубки при самоопылении, когда наблюдалась самонесовместимость, вздувались на концах, ветвились; при этом наблюдалось неравномерное и усиленное отложение каллозы по всей длине пыльцевой трубки. Наряду с тем что пыльцевые трубки росли мимо семяпочек, отмечена следующая особенность их взаимодействия: остановка пыльцевых трубок возле семяпочки без видимых морфологических аномалий или с различной степенью нарушений в строении. Наблюдали закручивание пыльцевых трубок, их утолщение и извивание в непосредственной близости от семяпочки (см. таблицу, *7*). Глубина морфологических аномалий в росте пыльцевых трубок различна у отдельных растений. При сопоставлении морфологических картин с результатами по завязыванию семян обнаружена прямая связь степени выраженности нарушений взаимодействия пыльцевых трубок с пестиком со степенью самостерильности.

Например, у растения *3* (табл. 1, 3), где количества завязавшихся от самоопыления семян, а также фертильных и оплодотворенных семяпочек имели очень близкие значения — соответственно 24.3, 29.1 и 28.3%, только у 3% изученных пестиков пыльцевые зерна ингибировались на рыльце и у 3% пыльцевые трубки не выходили из столбика в завязь. У растения *8*, где практически все фертильные семяпочки образовывали семена, только в 1/10 части пестиков обнаруживалось торможение пыльцевых трубок в зоне перехода столбика в завязь. Морфологических нарушений в росте пыльцевых трубок у этих растений практически не обнаружено: пыльцевые трубки, как при свободном опылении, росли до конца завязи.

Напротив, в пестиках растений, отличившихся полным отсутствием завязывания семян после самоопыления, наблюдали отсутствие прорастания пыльцы на рыльце (почти у всех пестиков растения *7* и около 80% у растения *14*). В завязь, таким образом, проникали лишь единичные пыльцевые трубки, оплодотворявшие только верхние семяпочки завязи. Аномалии роста пыльцевых трубок при этом были наиболее четко выражены.

Завязываемость семян. Изменчивость завязываемости семян по растениям также свидетельствует о генетической гетерогенности изученных растений люцерны как при свободном, так и при самоопылении (табл. 2, 3). При свободном опылении размах этого признака составил 7.3—43.1, при самоопылении — 0—32.4%. Выявлены положительная корреляция между числом фертильных семяпочек и числом завязавшихся семян при свободном опылении ($r = +0.69$) и отсутствие таковой при самоопылении ($r = +0.24$). В то же время в обоих вариантах опыления прослеживается положительная корреляция между числом оплодотворенных семяпочек и числом образовавшихся семян: $r = +0.53$ при свободном опылении и $r = +0.89$ при самоопылении. Это свидетельствует о том, что фертильность семяпочек является решающим фактором семяобразования при свободном опылении у люцерны. Подавляющая часть фертильных семяпочек была оплодотворена, а основная часть оплодотворенных семяпочек образовала семена. При самоопылении оплодотворялась только часть фертильных семяпочек. Следовательно, фертильность женской генеративной сферы при самоопылении не играет никакой роли. Главным здесь является отсутствие оплодотворения

части (у разных растений различной) фертильных семяпочек, т. е. самонесовместимость.

Полное отсутствие семян, отмеченное у ряда растений, как правило, соответствует отсутствию оплодотворенных семяпочек или вхождению пыльцевых трубок только в 1—2 семяпочки завязи (табл. 3). Разница в количестве оплодотворенных семяпочек и завязавшихся семян при свободном опылении может составлять до 37.2% (растение *14*), в то время как при самоопылении — не более 15.1% (растение *6*). Эта разница отражает число семяпочек, погибших в постгамные стадии развития.

Дегенерация семяпочек после оплодотворения. При свободном опылении доля дегенерировавших после оплодотворения семяпочек относительно невелика и составляет в среднем по классам: для низкофертильных растений — 3.6, для растений со средней степенью фертильности — 11.0, для высокофертильных — 11.6% (табл. 2). Прослеживается увеличение этого признака по мере возрастания фертильности семяпочек.

При самоопылении доля таких семяпочек еще ниже и примерно одинакова в среднем для растений по всем классам фертильности: *I* — 3.9, *II* — 4.5, *III* — 3.5% (табл. 3), т. е. количество дегенерировавших в постгамные стадии развития семяпочек зависит не столько от способа опыления, сколько от числа оплодотворенных семяпочек, и находится в прямой зависимости от этого показателя.

Обсуждение

Автофертильность (или автогамность) люцерны всегда оценивали по числу семян, завязавшихся от самоопыления. Низкий выход автогамных семян по сравнению с выходом семян при перекрестном опылении позволил говорить о частичной самонесовместимости этой культуры. Изучение природы самонесовместимости состояло главным образом в исследовании роста пыльцевых трубок в пестиках и на средах, при этом использовались разные методические приемы: техника роста пыльцевых трубок semi in vivo (Abdelkefi, 1980a, b), традиционные методы люминесцентной микроскопии (Sangduen et al., 1983; Вишнякова, 1986), проращивание пыльцевых зерен на искусственной питательной среде с добавлением экстрактов пестиков (Венгеровский, Постолатий, 1969), исследование корреляций между ростом пыльцевых трубок in vivo и in vitro при разных способах опыления (Barnes, Cleveland, 1963; Straley, Melton, 1970). Эти исследования позволили сделать однозначный вывод о проявлении определенной степени несовместимости между пыльцой и пестиком одного генотипа. Главным местом элиминирования большей части мужских гаметофитов считают рыльце и столбик. Кроме того, снижение автогамности люцерны, по мнению ряда авторов (Cooper, Brink, 1940; Квасова, 1975; Квасова, Шумный, 1977), в большой мере происходит за счет гибели самооплодотворенных семяпочек.

Поскольку для люцерны характерна определенная степень женской стерильности, необходимо было разобраться в комплексе причин, обусловливающих ее самостерильность, и понять, какова в ней удельная доля самонесовместимости.

Для обсуждения этого вопроса необходимо кратко остановиться на нашем понимании терминов «самонесовместимость» и «самостерильность».

Самонесовместимостью называют неспособность фертильного гермафродитного растения продуцировать зиготы после самоопыления (Nettacourt, 1977). Мы полагаем, что при обсуждении явлений несовместимости необходимо различать с а м о н е с о в м е с т и м о с т ь — неспособность при самоопылении формировать зиготу вследствие торможения пыльцевых трубок в интервале рыльце—микропиле семяпочек и а в т о с т е р и л ь н о с т ь — неспособность зиготы к дальнейшему развитию вследствие ее генетической конституции. Соответственно можно рассматривать перекрестные несовместимость и стерильность. Существование отдель-

ных генетических систем несовместимости и стерильности делает обязательным разграничение этих понятий. Однако в научной литературе, в том числе и в словарях, автостерильность является собирательным понятием. Оно объединяет все препятствующие самооплодотворению механизмы (Ригер, Михаэлис, 1967). В группу автостерильных попадают растения с дегенерирующими семяпочками, яйцеклетки которых не были оплодотворены из-за торможения пыльцевых трубок, в основе которого лежит узнавание и отторжение пыльцы собственного генотипа. К автостерильности относят стерильность генеративных органов, дихогамию и другие особенности цветка, препятствующие самоопылению. Например, у бобовых *Lotus corniculatus* и *Vicia faba*, у которых отсутствует самонесовместимость, детерминантой автостерильности считают структурные особенности рыльца (Bubar, 1958; Lord, Heslop-Harrison, 1984). Кроме того, к механизмам автостерильности J. S. Bubar (1958, 1959), изучавший закономерности семяобразования у разных видов *Lotus* и показавший их разительное сходство с таковыми у люцерны, отнес и соматопластическую стерильность. Это явление было известно ранее из работ R. Brink и D. Cooper (1939) по люцерне и проявляется как аномальное разрастание тканей семяпочек, обусловливающее их гибель. Генетический анализ, проведенный Bubar (1959), показал, что контроль соматопластической стерильности отличается от монофакторного контроля самонесовместимости. Вообще все перечисленные механизмы автостерильности имеют свой собственный контроль, отличающийся от такового при самонесовместимости.

В применении к люцерне авторы последней, наиболее полной сводки по люцерне (Viands et al., 1988) предлагают термин «автостерильность» использовать только при описании гибели плодов и семян вследствие неизвестных или неспецифических (пока не установленных) причин при самоопылении. Эти авторы подчеркнули, что для наиболее полного понимания репродуктивной биологии люцерны необходимо более детально изучить гистологию пестиков после самоопыления. Это актуально и при свободном опылении.

Предпринятые нами ранее эмбриологические исследования завязей люцерны и изучение связи между числом оплодотворенных семяпочек и числом стерильных семяпочек, имеющихся в завязи при свободном опылении (коэффициент корреляции $r = +0.24$), выявили необходимость учета наличия в ней стерильных семяпочек. Существование прямой коррелятивной связи ($r = +0.78$) между числами фертильных и оплодотворенных семяпочек свидетельствует о том, что стерильные семяпочки, как правило, не оплодотворяются. Об этом же свидетельствуют морфологические данные по взаимодействию пыльцевых трубок со стерильными семяпочками, приведенные нами ранее (Орел и др., 1985; Орел, Казачковская, 1991).

Большое количество неоплодотворенных семяпочек характерно для многих бобовых растений при свободном опылении. В работе Cooper и Brink (1940) у люцерны отмечено отсутствие оплодотворения 35% семяпочек; правда, авторы не учитывали семяпочки, дегенерировавшие до опыления. У 2 видов *Lathyrus* этот показатель составил 38 и 37 (Hossaert, Valero, 1988), у *Lupine* — 43% (Wiens et al., 1984), у некоторых видов *Lotus* оплодотворялось менее половины семяпочек (Bubar, 1958), но у многих изученных бобовых — не менее 90 (Hossaert, Valero, 1988) и даже 100% семяпочек (Bubar, 1958). Очень близкие показатели числа фертильных и оплодотворенных семяпочек, полученные нами, свидетельствуют о том, что число неоплодотворенных семяпочек часто совпадает с числом стерильных. При обсуждении вопроса о несостоявшемся оплодотворении части семяпочек указанные авторы не принимали во внимание их фертильности. Это происходило из-за отсутствия адекватных методов исследования. Если удастся преодолеть эти методические трудности, то станет ясно, что низкое по сравнению с возможным число оплодотворенных семяпочек обусловлено сниженной фертильностью женской генеративной сферы, свойственной многим бобовым травам. Это неоднократно было показано для люцерны (Орел и др., 1985; Орел

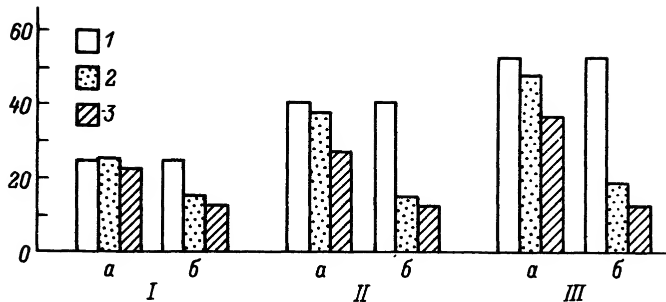


Рис. 2. Соотношение оплодотворенных и развившихся в семя семяпочек в зависимости от класса их фертильности и способа опыления.

1 — фертильные семяпочки, *2* — оплодотворенные семяпочки, *3* — завязавшиеся семена. По оси абсцисс — классы фертильности *I—III*; *а* — свободное опыление, *б* — самоопыление; по оси ординат — соотношение оплодотворенных и развившихся в семя семяпочек, %.

и др., 1986; Орел, Казачковская, 1991), бобов (Орел, Семенова, 1989), клевера (Mackiewicz, 1965). Таким образом, практически все фертильные семяпочки завязи, за редким исключением, при свободном опылении оплодотворяются. Особенно наглядно это отражается на гистограмме, из которой следует, что чем выше фертильность семяпочек в завязи, тем больше в ней оплодотворенных семяпочек и соответственно семян (рис. 2).

При самоопылении люцерны мы наблюдали полное нарушение этой закономерности. Число оплодотворенных семяпочек было в 2—3 раза ниже по сравнению с таковым при свободном опылении, не увеличивалось в соответствии с классом растений, выделенных по фертильности семяпочек, а имело примерно один уровень во всех классах. При этом завязываемость семян практически не менялась в зависимости от класса фертильности и также находилась примерно на одном уровне. В каждом классе выделилось полностью самобесплодное растение. У этих растений отмечено низкое число оплодотворенных семяпочек (1—1.2 на связь), что обусловлено слабым прорастанием пыльцы на рыльце, торможением и малым количеством пыльцевых трубок в столбике и завязи. Следует отметить, что разрыв между числами оплодотворенных семяпочек и завязавшихся семян у самоопыленных растений незначителен по сравнению с таковым у ряда растений при свободном опылении, где он может достигать 25—37% (например, у растений *9*, *12*, *14*).

Таким образом, из нашего эксперимента следует вывод, который отличается от полученного ранее (Cooper, Brink, 1940, Квасова, 1975; Квасова, Шумный, 1977). Предполагалось, что одним из определяющих самонесовместимость люцерны механизмов является гибель инбредных семян. В нашем опыте гибель семяпочек, оплодотворенных собственной пыльцой, была меньше по сравнению с той, которая наблюдалась после оплодотворения пыльцой других растений. В среднем это количество составило 4.3 после самоопыления и 8.7% после свободного опыления.

Этот, казалось бы, парадоксальный результат позволяет сделать два предположения. Во-первых, дегенерация оплодотворенных семяпочек не связана с механизмом самонесовместимости, так как этот показатель при свободном опылении даже выше. Здесь мы сталкиваемся с перекрестной несовместимостью. Следовательно, самонесовместимость люцерны реализуется только в прогамной фазе оплодотворения. Во-вторых, дегенерация оплодотворенных семяпочек выше там, где их больше. Так, между числом оплодотворенных при свободном опылении и числом дегенерировавших после оплодотворения семяпочек существует прямая коррелятивная связь. При самоопылении такая связь отсутствует. Значит, дегенерацию определенной части незрелых семян, характерную для многих растений,

у люцерны, по-видимому, можно рассматривать с позиций, обсуждаемых в ряде работ (Lloyd et al., 1980; Westoby, Rice, 1982; Wiens, 1984, 1987; и др.), а именно считать генетическим грузом, обусловленным накоплением летальных и полулетальных комбинаций генов в генотипе. Об инбредной депрессии в данном случае упоминать, по-видимому, неуместно, так как она, как известно, проявляется в снижении мощности, затрагивающей лишь мерные признаки. По этой причине не связана с инбредной депрессией и дегенерация оплодотворенных семяпочек 2 видов *Lathyrus*. Число отмирающих семян было примерно одинаковым у вида, опыляющегося перекрестно, и у вида-самоопылителя (Hossaert, Valero, 1988).

Практически равное количество семяпочек (около 5% от числа имеющихся в завязах люцерны) погибало на постгамных стадиях развития как при свободном, так и при самоопылении, и в опыте Cooper и Brink (1940). Однако подсчет этих семяпочек по отношению к числу оплодотворенных, а не к числу имеющихся в завязи привел к выводу об инбредной депрессии. Как в исследованиях этих авторов, так и в нашем число оплодотворенных семяпочек при автогамии могло быть в несколько раз меньше, чем при аллогамии. Следовательно, относительное к этим числам количество погибших после оплодотворения семяпочек в 2 вариантах опыления будет различаться еще больше.

Поскольку в нашем исследовании свободное и искусственное перекрестное опыление изучалось на некастрированных цветках, как мы и допустили, на их рыльцах может прорасти определенное количество собственной пыльцы. Вполне возможно поэтому, что в нашем опыте и в условиях перекрестного опыления часть семяпочек могла быть оплодотворена собственной пыльцой, а пестики в целом были не свободны от влияния самонесовместимости. Мы склонны считать, что именно этим влиянием определяется та разница результатов, которая получена в опыте Cooper и Brink (1940) и в нашем исследовании для перекрестного опыления. Завязываемость семян в их опыте в среднем была 65, в то время как в нашем — около 30%. К тому же Cooper и Brink ограничились подсчетом семян на 6-е сут после опыления, а, согласно нашим данным, гибель развивающихся семян осуществляется вплоть до полного созревания (20—25 сут). Разница между числами фертильных семяпочек и завязавшихся семян, т. е. гибель семяпочек на постгамных стадиях развития, может быть существенной и при свободном опылении. Примеры полного или практически полного отсутствия семян как при самоопылении, так и при свободном опылении у растений, где оплодотворялось не более 2 семяпочек завязи, на наш взгляд, можно отнести к явлениям гормонального свойства. Хорошо известно, что семена продуцируют ауксины, необходимые для развития плода. Вероятность выживания плода тем больше, чем выше уровень продуцируемых в нем гормонов (Синнот, 1963). Известно также, что сам процесс опыления может явиться стимулятором для выработки ростовых гормонов в завязи. Показано, что растущие пыльцевые трубки вызывают синтез ауксина в столбике (Lund, 1956). Ясно, что инициация этого процесса будет зависеть от интенсивности опыления и присутствия в завязи меристем развивающихся зародышей. Поскольку при самоопылении в завязях люцерны наблюдается весьма ограниченное число пыльцевых трубок, а число оплодотворенных семяпочек, как правило, незначительно, уровень гормонов в них будет невысок. Следовательно, плоды с малым количеством семян будут иметь мало шансов на выживание.

Исследователи, занимавшиеся самофертильностью люцерны, отмечали ее гетерогенность по этому признаку (Cooper, Brink, 1940; Abdelkefi, 1980a, b). В изученной нами выборке из 16 растений выделились 2 полностью самосовместимых растения, у которых уровень оплодотворенных семяпочек сопоставим с количеством фертильных и число завязавшихся семян соответствует числу оплодотворенных семяпочек. Полное отсутствие семян, обусловленное несостоявшимся самооплодотворением, зафиксировано у 3 растений, которые относятся к разным классам фертильности семяпочек, поэтому отсутствие у них семян можно объяснить только самонесовместимостью. Остальные растения имеют раз-

ный уровень самонесовместимости, что и соответствует определению «частичная самонесовместимость» у люцерны.

Сведения о генетике самонесовместимости у люцерны весьма противоречивы. По данным D. N. Duvick (1966), она наследуется монофакторно. Данные по завязыванию семян, а также морфологическое проявление самонесовместимости позволяют думать, что S-ген у люцерны может находиться в состоянии мутирования, отражающего переход этих видов от самонесовместимости к самосовместимости.

Выводы

1. Частичная и полная самостерильность люцерны обусловлена двумя составляющими — стерильностью семяпочек и самонесовместимостью, которые действуют независимо друг от друга.

2. Как при свободном, так и при самоопылении часть семяпочек гибнет после оплодотворения.

3. Основной причиной разрыва между потенциальной и реальной семенной продуктивностью у люцерны при свободном опылении следует считать стерильность семяпочек до и после опыления. Об этом свидетельствует прямая коррелятивная зависимость между числами фертильных и оплодотворенных семяпочек ($r = +0.78$), а также между числами фертильных семяпочек и завязавшихся семян ($r = +0.69$).

4. Признак частичной женской стерильности варьирует в пределах изученной выборки от 87.6 до 41.5%. Следовательно, варьирует количество завязавшихся после свободного опыления семян (от 13.4 до 45.6%).

5. Разрыв между потенциальной и реальной семенной продуктивностью при самоопылении обусловливается частичной самонесовместимостью. Она проявляется в нарушениях прогамной фазы оплодотворения, а именно в отсутствии прорастания пыльцы на рыльце, ингибировании роста части пыльцевых трубок в столбике, отсутствии вхождения пыльцевых трубок в семяпочки. Независимо от уровня фертильности семяпочек при самоопылении оплодотворяется в 2—3 раза меньше семяпочек, чем при свободном опылении.

6. Уровень самонесовместимости люцерны варьирует от полной самосовместимости до полной самонесовместимости. Количество оплодотворенных семяпочек после самоопыления варьирует у изученных растений в пределах 0—34.2, а количество завязавшихся семян — от 0 до 32.4%.

7. Представленные морфологические картины самонесовместимости люцерны не совсем типичны для проявления гаметофитной самонесовместимости, что, по-видимому, отражает ее сложную генетическую природу.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Венгеровский С. И., Постолатий А. А. Определение степени самонесовместимости у люцерны // Докл. ВАСХНИЛ. 1969. Т. 12. С. 11—13. — *Верещагина В. А., Колясникова Н. Л.* Потенциальная и реальная семенная продуктивность завязей разных видов люцерны// Тр. по прикл. бот., ген., сел. 1986. Т. 99. С. 23—27. — *Вишнякова М. А.* Исследование прогамной фазы оплодотворения у люцерны в связи с самонесовместимостью // Тр. по прикл. бот., ген., сел. 1986. Т. 99. С. 17—22. — *Иванов А. И., Дзюбенко Н. И., Бухтеева А. В.* Методические указания по проведению самоопыления, гибридизации, учету самофертильности и автотриппинга у люцерны. Л.: Изд-во ВИР, 1982. 16 с. — *Квасова Э. В.* Изучение популяции люцерны по признаку самофертильности: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 1975. 22 с. — *Квасова Э. В., Шумный В. К.* О механизмах самонесовместимости у люцерны // Изв. Сиб. отд. АН СССР. 1977. Вып. 3. № 15. С. 62—68. — *Орел Л. И., Казачковская Е. Б.* Эмбриологические особенности цветков разного возраста у люцерны // Тр. по прикл. бот., ген., сел. 1989. Т. 124. С. 25—30. — *Орел Л. И., Казачковская Е. Б.* Эмбриологическая гетерогенность как причина снижения семенной про-

дуктивности *Medicago sativa (Fabaceae)* // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 2. С. 161—172. — *Орел Л. И., Казачковская Е. Б., Семенова Е. В.* и др. Способ выделения и характеристика типов растений люцерны с полной женской стерильностью: Методические указания. Л.: Изд-во ВИР, 1991. 27 с. — *Орел Л. И., Константинова Л. Н.* и др. Отбор растений люцерны с высокой плодовитостью завязей: Методические указания. Л.: Изд-во ВИР, 1985. 34 с. — *Орел Л. И., Константинова Л. Н., Дзюбенко Н. И.* и др. Способ определения жизнеспособности зародышевых мешков люцерны // А. С. 1540727 (СССР). БИ. 1990. № 5. — *Орел Л. И., Константинова Л. Н., Казачковская Е. Б.* Морфологические признаки фертильности и стерильности семяпочек и зародышевых мешков люцерны // Науч.-тех. бюл. ВИР. 1987. Вып. 170. С. 5—9. — *Орел Л. И., Константинова Л. Н., Огородникова В. Ф.* и др. Фертильность семяпочек люцерны и методы ее оценки // Тр. по прикл. бот., ген., сел. 1986. Т. 99. С. 10—17. — *Орел Л. И., Семенова Е. В.* Эмбриологические особенности опавших и развивающихся завязей *Faba bona* (*Fabaceae*) // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 4. С. 467—475. — *Ригер Р., Михаэлис А.* Генетический и цитогенетический словарь. М.: Колос, 1967. 607 с. — *Синнот Э.* Морфогенез растений. М.: ИЛ, 1963. 603 с. — *Abdelkefi A.* Analyse des paramètres la fertilité en croisement in vivo et semi in situ chez la Luzerne (*Medicago sativa* L.) // Ann. Amel. Plant. 1980a. Vol. 30. N 3. P. 285—307. — *Abdelkefi A.* Technique d'étude en semi in situ des relations style-pollen chez la Luzerne (*Medicago sativa* L.) // Ann. Amel. Plant. 1980b. Vol. 30. N 3. P. 271—384. — *Barnes D., Cleveland R.* Genetic evidence for non-random fertilization in alfalfa as influenced by differential pollen tube growth // Crop Sci. 1963. Vol. 3. N 3. P. 295—297. — *Bingham E. T., Hawkins-Pfeiffer Y.* Female sterility in alfalfa due to recessive trait retarding integument development // Heredity. 1984. Vol. 75. N 3. P. 231—233. — *Brink R. A., Cooper D. C.* Incomplete seed failure as a result of somatoplastic sterility // Genetics. 1939. Vol. 25. N 5. P. 487—505. — *Bubar J. S.* An association between variability in ovule development within ovaries and self-incompatibility in *Lotus* (*Leguminosae*) // Can. J. Bot. 1958. Vol. 36. N 1. P. 65—72. — *Bubar J. S.* Differences between self-incompatibility and self-sterility // Nature. 1959. Vol. 183. N 4658. P. 411—412. — *Cooper D. C., Brink R. A.* Partial self-incompatibility and collapse of fertile ovules as factors affecting seed formation in alfalfa // J. Agric. Res. 1940. Vol. 60. N 7. P. 453—473. — *Duvick D. N.* Influence of morphology and sterility on breeding methodology // Plant breeding Symp. Iowa St. Univ., 1966. P. 85—138. — *Hossaert M., Valero M.* Effect of ovule position in the pod on patterns of seed formation in two species of *Lathyrus* (*Leguminosae* : *Papilionaceae*) // Amer. J. Bot. 1988. Vol. 75. N 11. P. 1714—1731. — *Lloyd D. C., Webb C. J., Primak R. B.* Sexual strategies in plants. II. Data on regulation of maternal investment // New Phytol. 1980. Vol. 86. N 1. P. 81—92. — *Lord E. M., Heslop-Harrison Y.* Pollen-stigma interaction in *Leguminosae*: stigma organization and the breeding system in *Vicia faba* // Ann. Bot. 1984. Vol. 54. N 6. P. 827—836. — *Lund H. A.* Growth hormones in the styles and ovaries of tobacco responsible for fruit development // Amer. J. Bot. 1956. Vol. 43. N 4. P. 562—568. — *Mackiewicz T.* Low seed-setting in tetraploid red clover (*Trifolium pratense* L.) in the light of cytoembryological analysis // Genet. polon. 1965. Vol. 6. N 1-2. P. 5—39. — *De Nettancourt D.* Incompatibility in angiosperms. Berlin: Springer-Verlag, 1977. 230 S. — *Sangduen N., Sorensen E. L., Liang G. H.* Pollen germination and pollen tube growth following self-pollination and intra- and interspecific crosses of *Medicago* species // Euphytica. 1983. Vol. 32. N 2. P. 527—534. — *Sayers E. R., Murphy R. P.* Seed set in alfalfa as compared to pollen tube growth, fertilization frequency and post-fertilization ovule abortion // Crop Sci. 1966. Vol. 6. N 3. P. 365—368. — *Straley C., Melton B.* Effect of temperature on self-fertility in vitro pollen growth characteristics of selected alfalfa clones // Crop Sci. 1970. Vol. 10. N 4. P. 326—329. — *Viands D. R., Sun P., Barnes D. C.* Pollination control: mechanical and sterility // Alfalfa and alfalfa improvement. Agronomy monograph. 1988. N 29. ASA. CSSA-SSSA. Madison, 1988. 931 p. — *Westoby M., Rice B.* Evolution of seed plants inclusive fitness of plant tissues // Evolution. 1982. Vol. 36. N 6. P. 713—724. — *Wiense D.* Ovule survivor-ship, brood size, life history, breeding system and reproductive success in plants // Oecologia (Berlin). 1984. Bd 64. H. 1. S. 47—53. — *Wiens D., Calvin C. L., Wilson C. A.* et al. Reproductive success, spontaneous embryo abortion and genetic load in flowering plants // Oecologia (Berlin). 1987. Bd 71. H. 4. S. 501—509.

Всесоюзный научно-исследовательский
институт растениеводства
им. Н. И. Вавилова
Ленинград

Получено 29 VI 1991

SUMMARY

The sequence of events during seed formation in 16 alfalfa plants after cross- and self-pollination has been studied. The ovule viability before pollination, the number of fertilized ovules and the seed set were determined. Pollen tube growth within the pistils after two kinds of pollination was investigated too. Variability among investigated plants in all above characteristics was established. Among these two self-fertile plants and three absolutely self-sterile ones were selected. When pollinators are sufficient, seed production of free-pollinated alfalfa depends on viability of female generative sphere and cross incompatibility. Low seed production after self-pollination is predetermined by ovule sterility and self-incompatibility. These determinants operate independently. Thus, the gap between potential and real seed productivity in alfalfa after cross-pollination results mainly from the ovule sterility before and after pollination. The self-pollination together with ovule sterility before and after pollination lead to self-incompatibility. It is manifested in poor pollen grain germination on the stigma and in inhibition of pollen tube growth in style and ovary.

УДК 581.33 : 582.751.4

В. Н. Косенко

ПАЛИНОМОРФОЛОГИЯ СЕМЕЙСТВА *LILIACEAE* S. STR.

V. N. KOSENKO. PALYNOMORPHOLOGY OF THE FAMILY *LILIACEAE* S. STR.

С помощью СМ и СЭМ изучена морфология пыльцы 34 видов из 6 родов сем. *Liliaceae* s. str., для большинства видов данные по СЭМ приводятся впервые. Подтверждена описанная ранее для родов *Tulipa* и *Lilium* гетерогенность по типу апертур пыльцевых зерен и структуре экзины. Палиноморфологические результаты согласуются с делением рода *Tulipa* на 2 основные группы видов, в общих чертах соответствующие секциям *Eriostemones* и *Tulipa* (*Leiostemones*) и, по-видимому, заслуживающие ранга подродов. Виды секции *Eriostemones* характеризуются дистально-1-бороздными пыльцевыми зернами с мелкосетчато-струйчатой поверхностью экзины. Большинство видов группы *Leiostemones* (Введенский, 1935; Hall, 1940) имеет дистально-латерально-3-бороздные пыльцевые зерна с ямчато-складчатой экзиной. Пыльцевые зерна видов секции *Amana* (Введенский, 1935; Mao, 1980) сходны с пыльцевыми зернами секции *Eriostemones* по типу апертур, но отличаются от них отсутствием оперкулума на борозде и сетчато-переплетенно-струйчатым рисунком поверхности экзины. По морфологии пыльцы наиболее сходными с родом *Lilium* являются роды *Nomocharis* и *Notholirion*, имеющие крупные, дистально-1-бороздные пыльцевые зерна с крупносетчатой экзиной и дробными 1-рядными стенками ячей. Пыльцевые зерна видов рода *Cardiocrinum* характеризуются крупносетчатой экзиной с простыми стенками ячей. Пыльцевые зерна видов *Erythronium* являются также дистально-1-бороздными и достаточно хорошо различаются между собой по строению борозд и структуре экзины. Показано определенное сходство пыльцевых зерен видов *Medeola virginiana* и *Lilium* по характеру поверхности экзины.

Настоящая работа является продолжением предпринятого ранее сравнительно-палиноморфологического изучения сем. *Liliaceae* s. str. (Косенко, Левичев, 1988; Данелия, Косенко, 1990; Косенко, 1990). Дополнительно изучена морфология пыльцы 34 видов из 6 родов, из них 7 видов *Lilium* L., *Notholirion thomsonianum*, *Nomocharis farreri*, 3 видов *Cardiocrinum* (Endl.) Lindl., 5 видов *Erythronium* L. и 16 видов *Tulipa* (см. таблицу). Несколько изученных видов *Tulipa* относится к так называемой группе Neo-Tulipae (Hall, 1940). Это — виды, которые локально натурализованы на территории юго-западной Европы. Кроме того, нами изучена пыльца североамериканского рода *Medeola*, который по ряду морфологических признаков сближается с родами семейства лилейных (Dahlgren et al., 1985; Takhtajan, 1986). Препараты для светового микроскопа приготовлены по общепринятой методике. В сканирующем микроскопе изучена неацетолизированная пыльца. Материалом для исследования послужили гербарные образцы коллекции гербариев Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (LE), Института ботаники АН ГССР (TBI), Института ботаники АН АрмССР (ERE) и Главного ботанического сада АН СССР (МНА).

Были исследованы следующие образцы: *Lilium bakerianum* Collett et Hamsley: China, Yunnan, 1922, N 4412, J. Rock. *L. bulbiferum* L.: Alpes maritimes, 1861, E. Borgeau. *L. callosum* Sieb. et Zucc.: Приморская обл., долина р. Уссури, 1909, № 598, Г. фон Эттинген. *L. canadense* L.: Beach Road, near Bay Road, 1978, N 85445, H. Ahles; Quebec, Saint-Blaise, 1928, N 28340, F. Maire-Victoria. *L. columbianum* Hansen: Canada, 5 ml NNE of Williams Lake, 1956, N 17889, J. Calder et al. *L. kesselringianum* Miscz.: Абхазия, Цебельда, выше сел. Армянский Каваклук, 1939, И. Манденова, *L. lophophorum* (Bur. et Franch.) Franch.: China, prov. Szechuan, 1893, G. Potanin; Tibet, inter Ta-tsien-lu, 1893, Kachkarow. *Notholirion thomsonianum* (Royle) Stapf.: Afganistan, N 5796, Griffith. *Nomocharis farreri* (W. E. Evans) Harrow: N'Maikha-Salwin, 1931, N 29815, G. Forrest (ERE).

Сравнительная характеристика пыльцевых зерен изученных видов семейства *Liliaceae*

№ п/п	Вид	Тип апертуры	Размер пыльцевых зерен, мкм	Толщина экзины, мкм	Поверхность экзины	Поверхность мембраны борозды	Строение элементов поверхности экзины			
							строение стенок ячей	ширина стенок ячей, складок, мкм	расположение ячей	размер ячей, бугорков, мкм
1	*Lilium bakerianum*	1-бороздный	69.1—76.8× ×42.2—49.9	3.4	Крупносетчатая	Бугорчатая	Извилистые, дробные, 1-рядные	2.0	Равномерное	2.0—7.0
2	*L. bulbiferum*	То же	91.1—100.7× ×48.0—57.6	2.2	»	»	То же	2.0	»	2.0—7.0
3	*L. callosum*	» »	69.1—72.9× ×42.2—49.9	2.8	»	»	» »	1.5—2.0	»	5.0—12.0
4	*L. canadense*	» »	74.8—76.8× ×51.8—55.6	2.8	»	»	» »	1.5	»	2.0—6.0
5	*L. columbianum*	» »	71.0—76.8× ×44.1—46.0	2.2	»	»	» »	1.5	»	2.0—7.0
6	*L. kesselringianum*	» »	101.8—107.5× ×53.7—59.5	3.4	»	»	» »	1.5—2.0	»	3.0—10.0
7	*L. lophophorum*	1-бороздный, 2-поровый	59.5—69.1× ×42.2—48.0	2.2	»	»	» »	1.5	»	3.0—10.0
8	*Notholirion thomsonianum*	1-бороздный	80.6—87.2× ×42.2—46.0	2.2	»	»	» »	1.0	»	1.0—7.0
9	*Nomocharis farreri*	То же	65.2—74.8× ×42.2—46.0	2.2	»	»	» »	1.0—1.5	»	2.0—4.0
10	*Cardiocrinum cathayanum*	» »	72.9—81.8× ×36.4—40.3	2.4	»	»	Извилистые, простые	1.0	»	1.0—5.0; 0.5
11	*C. cordatum*	» »	57.6—84.4× ×42.2—61.4	2.4	»	»	То же	0.8—1.0	»	2.0—4.5; 0.5
12	*C. giganteum*	» »	84.4—94.4× ×49.9—65.2	2.6	»	»	» »	0.5	»	1.5—3.0; 0.5
13	*Erythronium americanum*	» »	82.5—91.8× ×55.6—63.3	2.2	Мелкосетчатая	Оперкулум, бугорчатая	» »	0.5—0.8	»	0.5—1.0
14	*E. caucasicum*	» »	95.7—99.8× ×55.6—59.5	1.9	Сетчато-переплетенно-струйчатая	То же	Извилистые, дробные, 2-рядные	0.5—0.6	»	1.0—2.0
15	*E. dens-canis*	» »	86.4—96.0× ×44.1—57.6	1.5	То же	» »	Извилистые, дробные, 1-рядные	0.8—1.5	»	1.0—2.0

№ п/п	Вид	Тип апертуры	Размер пыльцевых зерен, мкм	Толщина экзины, мкм	Поверхность экзины	Поверхность мембраны борозды	Строение элементов поверхности экзины			
							строение стенок ячей	ширина стенок ячей, складок, мкм	расположение ячей	размер ячей, бугорков, мкм
16	*E. japonicum*	» »	105.2—124.8× ×71.0—76.8	1.9	Сетчатая	Оперкулум	То же	0.8—1.5	Равномерное	1.0—3.0
17	*E. sibiricum*	» »	86.4—94.7× ×49.9—67.2	2.4	»	Бугорчатая	» »	0.8—1.5	»	1.0—3.0
18	*Tulipa agenensis*	3-бороздный	48.0—51.8× ×30.7—40.3	2.2	Ямчато-складчатая	»	» »	0.1—0.2	»	—
19	*T. armena*	То же	49.9—55.6× ×38.4—40.3	1.9	То же	»	—	0.1	»	—
20	*T. clusiana*	» »	59.5—63.3× ×30.7—34.5	1.9	Мелкобугорчатая	Оперкулум	—	—	»	0.1—0.2
21	*T. cretica*	1-бороздный	65.2—69.1× ×28.8—30.7	1.5	Мелкосетчато-струйчатая	»	Извилистые, дробные, из 4—5 струй	0.8—1.0	»	0.2—0.6
22	*T. edulis*	То же	76.6—81.6× ×36.4—44.1	1.9	Сетчато-переплетенно-струйчатая	Бугорчатая	Извилистые, дробные, из 2—3 струй	0.5	»	0.6—1.5
23	*T. gesneriana*	3-бороздный, безапертурный	63.3—72.2× ×49.9—53.7	2.2	Ямчато-складчатая	»	—	—	»	—
24	*T. hungarica*	То же	49.9—51.8× ×36.4—38.4	1.9	То же	»	—	—	»	—
25	*T. iliensis*	3-бороздный	51.8—55.6× ×30.7—32.6	1.9	» »	»	—	—	»	—
26	*T. latifolia*	1-бороздный	57.6—61.4× ×26.8—28.8	1.5	Сетчато-переплетенно-струйчатая	»	Извилистые, простые	0.2—0.5	»	0.5—1.2
27	*T. orphanidea*	То же	71.0—88.3× ×36.4—42.2	1.5	То же	Оперкулум	Извилистые, дробные, из 4 струй	0.5—1.0	»	0.2—0.6
28	*T. praecox*	3-бороздный	48.0—51.8× ×30.7—40.3	2.2	Ямчато-складчатая	Бугорчатая	—	—	»	—
29	*T. saxatilis*	1-бороздный	69.1—71.0× ×42.2—44.1	2.2	Мелкосетчато-струйчатая	Оперкулум	Дробные, из 4 струй	0.8—1.0	»	0.2—0.6
30	*T. sylvestris*	То же	61.4—63.3× ×28.8—38.4	1.9	То же	»	То же	0.4—0.5	»	0.2—0.5

Продолжение таблицы

№ п/п	Вид	Тип апертуры	Размер пыльцевых зерен, мкм	Толщина экзины, мкм	Поверхность экзины	Поверхность мембраны борозды	Строение элементов поверхности экзины: строение стенок ячей	ширина стенок ячей, складок, мкм	расположение ячей	размер ячей, бугорков, мкм
31	*T. systola*	3-бороздный	65.2—69.1×40.3—42.2	1.9	Ямчато-складчатая	Бугорчатая	—	—	Равномерное	—
32	*T. strangulosa*	То же	57.6—63.3×34.5—36.4	1.9	То же	»	—	—	»	—
33	*T. uniflora*	1-бороздный	61.4—63.3×28.8—30.7	1.9	Мелкосетчато-струйчатая	Оперкулум	Дробные, из 4 струй	0.5—0.8	»	0.1—0.3
34	*Medeola virginiana*	То же	42.2—46.0×23.0—24.9	1.9	Сетчатая	Бугорчатая	Извилистые, дробные, 1-рядные	0.8—1.0	Неравномерное	0.5—1.5

Cardiocrinum cathayanum (Wils.) Stearn: China, prov. Kwangsi, 1933, N 385, Ling Yun Hsien. *C. cordatum* (Thunb.) Makino: Japonia, Hakadate, 1861, Maximowicz; Japonia, Nagasaki, 1863, Maximowicz; Japonia, Yakohama, 1862, Maximowicz. *C. giganteum* (Wall.) Makino: China, prov. Hupeh, 1889, N 5376, A. Henry; India, near Sosa, 1986, N 6038, J. F. Duthie. *Erythronium americanum* Ker-Gawl.: Canada, prov. Quebec, 1976, N 76012, S. Brisson (MHA): Massachusetts, Humpden County, 1979, N 86477, H. Ahles (ERE). *E. caucasicum* Woronow: Западная Грузия, Ткабульский р-н, окр. Гелати, Ц. Мсквилидзе; Хоста, тисо-самшитовая роща, балка Глубокая, 1987, № 2262/180, Е. Мордак и др.; Кутаиси, 1886, Я. Медведев (TBI). *E. dens-canis* L.: Болгария, Родопы, 1966, З. Артюшенко; Espagne, 1969, N 1020, P. Montserrat (MHA). *E. japonicum* Decne.: Japan, Saitama, pref. Osatequn, 1974, N 321, H. Ohaski, H. Ohba (MHA). *E. sibiricum* (Fisch. et Mey.) Kryl.: окр. г. Томска, близ Степановки, 1946, № 13006, А. Конусов (MHA). *Tulipa agenensis* DC.: France, Lamaguster, 1895, E. Neyraut; Palermo, 1908, N 682, coll. ignot. *T. armena* Boiss.: Amassia, Galatia, N 1736, J. Freyn. *T. clusiana* DC.: Flora Graeca, 1856, N 777, Th. Orphanides; Taulon, 1807, D. Robert; Afganistan, N 5490, Griffith. *T. cretica* Boiss. et Heldr.: Crete, 1883, N 166, E. Reverchon. *T. edulis* (Miq.) Baker: Japan, Hondo, 1954, N 908, J. Ohwi; Japan, Nagasaki, 1863, Maximowicz. *T. gesneriana* L.: Italia, 1890, E. Baenitz; Italia, Florentia, 1889, C. Baenitz. *T. hungarica* Borb.: Болгария, Св. Петка, над Асеновград, 1953, coll. ignot.; Comit. Krasso'-Szöreny, Orsova, 1913, S. Jávorska et J. Szurák; Banatas, Comit. Krasso'-Szöreny, 1896, A. Degen; Flora Macedonia, 1902, Adamović. *T. iliensis* Regel: КНР, Восточный Тянь-Шань, северные предгорья Богдо-Ула, 1959, № 7, А. Юнусов, *T. latifolia* (Makino) Makino: Japan, Hondo, 1951, N 50, J. Ohwi, M. Togashi, *T. orphanidea* Boiss. ex Heldr.: Creta, Distr. Hagios Vasilis, 1904, I. Dörfler. *T. praecox* Ten.: Mesopotamia, 1888, N 557, P. Sintenis. *T. saxatilis* Sieber ex Sprengel: Flora Creti, cape Malacca. *T. strangulata* Reboul: Italia, Etruria, 1886, E. Levier; Italia, 1898, U. Martelli. *T. sylvestris* L.: Algerie, Oran, 1883, C. Debeaux; France, 1886, N 243, E. Reverchon. *T. systola* Stapf.: Iran, 1963, N 760, coll. ignot.; Iran, 1962, N 1492, P. Furse, *T. uniflora* (L.) Bess. ex Baker: КНР, Восточный Тянь-Шань, северный склон Богдо-Ула, 1959, № 42, А. Юнатов, Юнань-и-фэнь; МНР, Архангайский аймак, 1972, № 1340, Е. Исаченко. *Medeola virginiana* L.: Bedford Co., 1871, A. Curtiss.

Результаты и обсуждение

Проведенное нами изучение 7 видов рода *Lilium* полностью согласуется по своим результатам с выполненными ранее (Баранова, 1985; Liang Sung-yun, Zhang Wi-xiu, 1984, 1985) исследованиями. Пыльцевые зерна североамериканских (*L. canadense*, *L. columbianum*), азиатских (*L. bakerianum*, *L. callosum*), европейского (*L. bulbiferum*) и эндемичного кавказского (*L. kesselringianum*) видов дистально-1-бороздные, широкоэллипсоидальные (табл. I, *1—5*), крупные или очень крупные (*L. kesselringianum*, *L. bulbiferum*), с крупно-

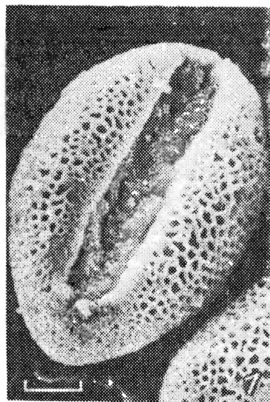
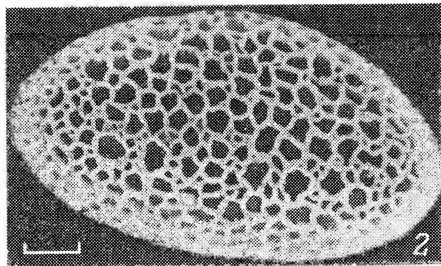
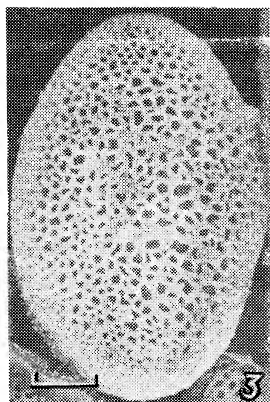
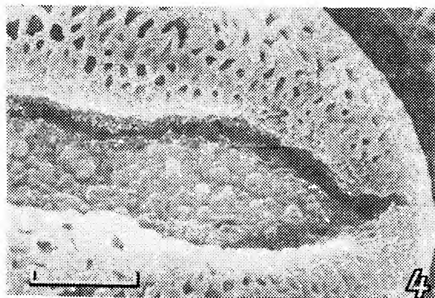
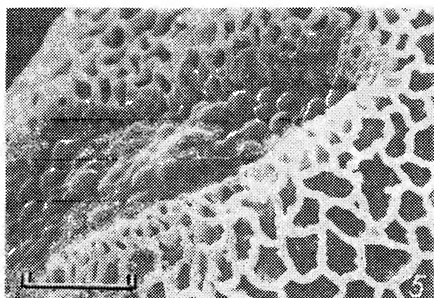
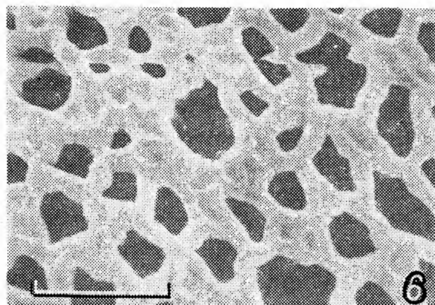
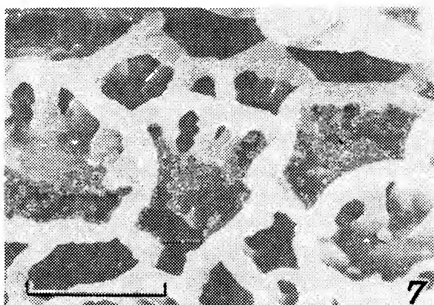
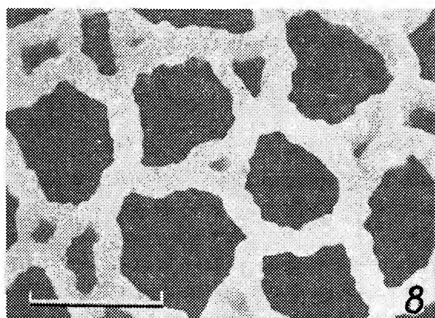
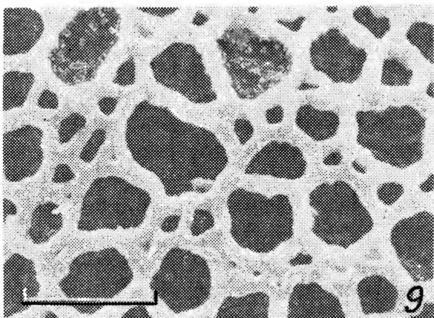
сетчатой экзиной. Для большинства изученных видов характерно наличие по краю борозды полосы более плотной мелкосетчатой или бугорчатой экзины (табл. I, *4, 5*). Борозда хорошо оформлена, достаточно глубока. Мембрана борозды бугорчатая, бугорки до 2.0 мкм в диам. располагаются на некотором расстоянии друг от друга на фоне гладкой эндэкзины (*L. canadense* — табл. I, *6*) либо мельче и плотно прилегают друг к другу. Стенки ячей сетки у изученных видов дробные, извилистые. Указанные W. Schulze (1980) и подробно описанные М. В. Барановой (1985) по числу и расположению головок столбиков эктэкзины 3 морфологических типа строения стенок ячей подтверждаются нашими исследованиями. Вид *L. bulbiferum* по строению стенок ячей относится к типу I — Martagon (плотно прижатые, прямоугольные головки — табл. II, *1*), виды *L. callosum* и *L. kesselringianum*, имеющие более крупные ячеи сетки, относятся к типу II — Callosa (сближенные округлые головки — табл. II, *2*), виды *L. canadense*, *L. bakerianum* и *L. columbianum* — к типу III — Concolor (расставленные, округлые или многоугольные головки — табл. II, *3*).

Вид *L. lophophorum*, изученный нами по 2 образцам с территории Китая, обладает 2-поровыми пыльцевыми зернами (табл. I, *8*). Заслуживает внимания тот факт, что наряду с поровыми у вида *L. lophophorum* обнаружены пыльцевые зерна с одной дистальной, нередко укороченной бороздой (табл. I, *7, 9*). Форма пыльцевых зерен этого вида также варьирует; выявлены широкоэллипсоидальные (1-бороздные — табл. I, *7*) и почти сфероидальные (2-поровые — табл. I, *8*) пыльцевые зерна. Поры 6.0—11.5 мкм в диам. имеют четкий край и бугорчатую мембрану (табл. II, *4*). Бугорки округлые 1.5—2.0 мкм в диам. Поверхность экзины вида *L. lophophorum* крупносетчатая, размер ячей одинаков по всей поверхности, т. е. сетка равномерная (табл. II, *5*). Стенки ячей извилистые, дробные, в отличие от стенок ячей остальных изученных видов *Lilium* нередко прерывистые. По строению стенок ячей и расположению образующих их элементов пыльцевые зерна *L. lophophorum* наиболее сходны с пыльцевыми зернами видов *Lilium* морфотипа I — Martagon, но стенки ячей данного вида более тонкие (табл. II, *4*). Полученные нами результаты по строению оболочки пыльцы вида *L. lophophorum* соответствуют ранее опубликованным (Liang Sung-yun, Zhang Wi-xiu, 1985) и дополняют их. Мы принимаем высказанную авторами точку зрения о направлении эволюции апертур в роде *Lilium*. По всей вероятности, поровые пыльцевые зерна *Lilium* (что можно проследить на препаратах пыльцы вида *L. lophophorum*) являются производными от 1-бороздных и произошли путем укорочения борозды или прерывания ее в центре. Поры располагаются на дистальной стороне пыльцевого зерна, на концах редуцированной борозды.

Пыльцевые зерна вида *Notholirion thomsonianum* дистально-1-бороздные, крупные (80.6—87.2×42.2—48.0 мкм). Экзина 2.2 мкм толщ., крупносетчатая. Размер ячей 1.0—7.0 мкм в диам. Стенки ячей дробные, извилистые, 1.0 мкм шир. (табл. II. *8, 9*). Борозда широкая (до 15.0 мкм), доходит до концов пыльцевого зерна, с закругленными концами. Мембрана борозды бугорчатая. Дно ячей бугорчатое. По строению стенок ячей экзины изученный вид *N. thomsonianum* близок к типу I — Martagon рода *Lilium*.

Пыльцевые зерна *Nomocharis farreri* дистально-1-бороздные, крупные (65.2—74.8×42.2—46.0 мкм). Экзина 2.2 мкм толщ., крупносетчатая. Сетка равномерная. Стенки ячей дробные, извилистые, 1.0—1.5 мкм шир. Размер ячей 2.0—4.0 мкм в диам. Дно ячей бугорчатое. По строению стенок ячей пыльцевые зерна *N. farreri* имеют определенное сходство с пыльцевыми зернами видов *Lilium* морфотипа III — Concolor (табл. II, *6*).

Пыльцевые зерна изученных видов *Cardiocrinum* также дистально-1-бороздные, по форме и размеру сходны с пыльцевыми зернами видов *Lilium*, *Notholirion* Wall. ex Voigt. и *Nomocharis* Franchet (см. рисунок, *1—3*), однако отличаются от них деталями строения поверхности экзины. У видов *Cardiocrinum* экзина также крупносетчатая, но ячеи мельче по размеру и имеют иное строение стенок.

Пыльцевые зерна и поверхность экзины видов *Cardiocrinum*.

1, 3, 4, 6 — *C. cordatum*; *2, 5, 7, 8* — *C. cathayanum*; *9* — *C. giganteum*. *1* — дистальная сторона пыльцевых зерен; *2, 3* — проксимальная сторона пыльцевых зерен; *4, 5* — борозда с бугорчатой мембраной; *6—9* — крупносетчатая экзина с простыми извилистыми стенками ячей. Масштабная линейка: *1—9* — 5 мкм.

Ячеи 1.0—5.0 (*C. cathayanum*, *C. cordatum* — см. рисунок, *6—8*) или до 3.0 мкм в диам. (*C. giganteum* — см. рисунок, *9*); между ними или на их стенках располагаются более мелкие ячеи — до 0.5 мкм в диам. Стенки ячей более узкие, 0.4—0.5 мкм шир., сплошные (см. рисунок, *6, 9*) или почти не расчлененные на отдельные элементы (см. рисунок, *8*; табл. II, *7*). Борозда длинная, широкая, с закругленными концами и бугорчатой мембраной (см. рисунок, *4, 5*). Эктэкзина столбиковая, столбики цилиндрические, по высоте равны 2/3 от общей толщины эктэкзины (см. рисунок, *7*).

Степень изменчивости палиноморфологических признаков у исследованных в настоящей работе видов рода *Tulipa* не выходит за пределы описанной ранее (Данелия, Косенко, 1990; Косенко, 1990). Пыльцевые зерна изученных видов *Tulipa* дистально-1-бороздные или 3-бороздные, лодочковидные или эллипсоидальные, в очертании с полюса эллиптические (табл. I, *10—16*; III, *1*, *10*). Дистальная борозда длинная, доходит до концов пыльцевого зерна (табл. I, *10*; III, *10*) или концы ее заходят на проксимальную сторону (табл. I, *11*). Латеральные борозды короче дистальной, неправильной формы (табл. I, *12, 16*; III, *1*), иногда округлые с изрезанным краем (табл. I, *13*). На дистальной борозде лодочковидных пыльцевых зерен у некоторых видов (*T. uniflora*, *T. orphanidea*, *T. saxatilis*, *T. sylvestris*) имеется оперкулум (табл. I, *10*), у других видов (*T. cretica*, *T. edulis*, *T. latifolia*) мембрана борозды бугорчатая (табл. I, *11*; III, *10*). У 3-бороздных пыльцевых зерен мембрана всех апертур бугорчатая (табл. I, *12—16*). Экзина 1.5—2.2 мкм толщ. Более толстая экзина обнаружена у 3-бороздных пыльцевых зерен. Поверхность экзины 1-бороздных пыльцевых зерен мелкосетчато-струйчатая, сетчато-струйчатая и сетчато-переплетенно-струйчатая (табл. IV, *7*, *8*, *11*, *12*). Экзина 3-бороздных пыльцевых зерен, как правило, ямчато-складчатая (табл. IV, *9*, *13*), у вида *T. clusiana* — мелкобугорчатая (табл. IV, *10*). Стенки ячей мелкосетчато-струйчатой и сетчато-струйчатой экзины дробные, состоят из 3—5 струй, располагающихся в разных направлениях по отношению друг к другу (табл. IV, *7*, *11*, *12*). Эктэкзина мелкосетчато-струйчатой экзины столбиковая, с мощным покровом (табл. IV, *14*).

Пыльцевые зерна изученных видов *Erythronium* дистально-1-бороздные, лодочковидные, в очертании с полюса широкоэллиптические, крупные. Наибольшие по размеру пыльцевые зерна обнаружены у вида *E. japonicum* (105.2—124.8×71.0—78.8 мкм), у остальных видов — несколько меньшего размера (например, у вида *E. dens-canis* они 86.4—96.0×44.1—57.6 мкм). Экзина 1.5—2.4 мкм толщ. Борозда длинная, доходит до концов пыльцевого зерна или заходит на проксимальную сторону, у вида *E. japonicum* — с оперкулумом (табл. III, *2*, *8*), у вида *E. americanum* мембрана борозды бугорчатая (табл. IV, *2*); у остальных видов (*E. sibiricum*, *E. dens-canis*, *E. caucasicum*) возможно двоякое строение борозды: с крышечкой, которая нередко разрушена, и без нее (табл. III, *3*, *5*). Поверхность экзины мелкосетчатая, с простыми извилистыми стенками ячей (*E. americanum* — табл. IV, *1*), сетчатая (*E. japonicum*, *E. sibiricum* — табл. IV, *5*) и сетчато-переплетенно-струйчатая (*E. dens-canis*, *E. caucasicum* — табл. IV, *3*, *4*). Стенки ячей при сетчатой и сетчато-переплетенно-струйчатой поверхностях дробные, извилистые, иногда прерывистые (*E. japonicum* — табл. IV, *5*). По рисунку поверхности экзины *E. japonicum* и *E. sibiricum* очень сходны, однако различаются между собой по другим палиноморфологическим признакам.

Полученные нами результаты находятся в соответствии с приведенными ранее (Takahashi, 1987) и дополняют их данными по строению спородермы вида *E. sibiricum*. Наиболее интересными являются сходство по рисунку поверхности экзины видов *E. japonicum* и *E. sibiricum* и отличие их по данному признаку от американского и европейского видов. Варьирование структуры экзины у видов *Erythronium* проявляется в размере ячей сетки и строении стенок ячей. Стенки всегда извилистые, но у восточноазиатских видов *E. japonicum* и *E. sibiricum*

стенки ячей дробные, 1-рядные, состоят из отдельных, поперечно расположенных элементов, а у видов *E. dens-canis* и *E. caucasicum* стенки ячей образованы длинными, вдоль расположенными, переплетенными между собой струями. Иными словами, покров эктэкзины видов *Erythronium* меняется от слабоперфорированного до перфорированного или прерывисто-перфорированного.

Пыльцевые зерна *Medeola virginiana* дистально-1-бороздные, лодочковидные, среднего размера (табл. III, *9*). Экзина 1.9 мкм толщ. Борозда длинная, с бугорчатой мембраной. Поверхность экзины сетчатая. Размер ячей 0.5—1.5 мкм в диам. Стенки ячей дробные, 0.8—1.0 мкм шир., прерывистые (табл. III, *12*).

Вопрос о систематическом положении рода *Medeola* до настоящего времени остается дискуссионным. По признакам внешней морфологии и главным образом по типу строения плода (ягоды) этот род сближается с группой родов *Paris* L., *Trillium* L., *Scoliopus* Torr., *Clintonia* Raf. На основании эмбриологических признаков и строения цветка род *Medeola* был помещен в собственную трибу *Medeoleae* подсем. *Lilioideae* в объеме сем. *Liliaceae* s. l. (Berg, 1962a, b). А. Л. Тахтаджян (1987) выделил род *Medeola* в монотипное сем. *Medeolaceae*, возможно, родственное и близкое сем. *Liliaceae* s. str. Палинологические данные также указывают на обособленное положение этого рода в сем. *Liliaceae* s. l. Пыльцевые зерна *Medeola virginiana* значительно отличаются по морфологии (главным образом по типу апертур и структуре экзины) от пыльцевых зерен родов *Paris, Trillium* (табл. III, *11, 13*), *Scoliopus* (табл. III, *15*), *Clintonia* (табл. III, *14*) (Takahashi, 1983, 1984; Косенко, 1988). Так, пыльцевые зерна *Trillium giganteum* A. A. Heller (California, 1902. N 306, C. F. Baker (MHA)) безапертурные, сфероидальные, с бугорчатой экзиной; пыльцевые зерна *Clintonia borealis* (Ait.) Raf. (Canada, Cape Breton, 1980, N 65, M. Williams (MHA)) 1-бороздные, лодочковидные, с оперкулумом и мелкосетчатой экзиной; пыльцевые зерна *Scoliopus begelovii* Torr. (Косенко, 1988) почти сфероидальные, с очень широкой бороздой и ячеистой поверхностью экзины; в то же время пыльцевые зерна *Medeola virginiana* 1-бороздные, с бугорчатой мембраной борозды и сетчатой экзиной. Сочетание палиноморфологических признаков (форма пыльцевого зерна, строение мембраны борозды, рисунок поверхности экзины) позволяет отметить определенное сходство пыльцевых зерен *M. virginiana* с пыльцевыми зернами группы родов *Lilium, Notholirion, Nomocharis* трибы *Lilieae* сем. *Liliaceae* s. str. Пыльцевые зерна *Medeola*, так же как и пыльцевые зерна *Lilium, Notholirion, Nomocharis*, имеют крупносетчатую экзину и дробные 1-рядные стенки ячей. Однако элементы, образующие стенки ячей сетки на поверхности пыльцы *Medeola*, имеют несколько иные форму и расположение, а сами пыльцевые зерна *Medeola* мельче по размеру при толщине экзины, сходной с таковой или идентичной у видов *Lilium, Notholirion* и *Nomocharis* (табл. II, *1—3*; III, *12*).

Таким образом, анализ полученных и литературных данных позволяет констатировать следующее.

1. Роды *Lilium, Notholirion, Nomocharis* очень близки по комплексу палиноморфологических признаков. Особенностью рода *Lilium* и его отличием от родов *Notholirion* и *Nomocharis* является гетерогенность по типу апертур пыльцевых зерен. У 2 видов — *L. lophophorum* и *L. nanum* Klotzch et Garcke, относящихся к одной подсекции *Lophophora* M. Baranova секции *Lophophora* Bureau et Franch. (Баранова, 1988), обнаружены поровые пыльцевые зерна. Вид *L. bakerianum*, также включенный в подсекцию *Lophophora*, имеет типично 1-бороздные пыльцевые зерна, свойственные остальным видам *Lilium*. Строение оболочки пыльцевого зерна указывает на морфологическое сходство видов *L. lophophorum* и *L. nanum*, а также на гетерогенность подсекции *Lophophora* по этому признаку.

2. Морфологически близкий к родам *Lilium, Notholirion* и *Nomocharis*, род *Cardiocrinum*, рассматриваемый ранее в качестве самостоятельного подрода рода *Lilium* (Krause, 1930), характеризуется также дистально-1-бороздными пыльцевыми зернами с крупносетчатой экзиной, но отличается от названных родов

строением стенок ячей на поверхности экзины. У пыльцевых зерен видов *Cardiocrinum* стенки ячей простые, не расчлененные на отдельные элементы (см. рисунок), в то время как у видов *Lilium, Notholirion* и *Nomocharis* стенки ячей дробные.

3. Род *Tulipa* является гетерогенным по типу апертур и структуре экзины. Современная монография по роду *Tulipa* отсутствует. Наиболее полно виды тюльпанов обработаны А. И. Введенским (1935) и A. D. Hall (1940). В настоящее время принято деление рода на 3 секции — *Eriostemones* Boiss., *Tulipa* (Grey-Wilson, Matthews, 1980; Marais, 1984) и *Amana* (Hondo) Mao (Mao Zu-mei, 1980). Морфология пыльцы в целом соответствует секционному делению рода. Однако различия между группами или секциями *Eriostemones* и *Leiostemones* настолько значительны, что, по-видимому, их следует рассматривать в ранге подрода. Секция *Eriostemones* гомогенна по морфологии пыльцы. Все виды этой секции имеют дистально-1-бороздные пыльцевые зерна с оперкулумом на борозде и незначительно различаются по морфометрическим признакам пыльцы и рисунку поверхности экзины (мелкосетчато-струйчатая, сетчато-струйчатая, ямчато-бугорчатая). Виды *T. edulis* и *T. latifolia*, включаемые в секцию *Amana*, имеют также дистально-1-бороздные пыльцевые зерна, но в отличие от видов секции *Eriostemones* без оперкулума, и в отличие от остальных видов рода *Tulipa* они обладают особым строением поверхности экзины (сетчато-переплетенно-струйчатая). Указанные виды секции *Amana* очень сходны по основным палинологическим признакам и различаются только размерами: пыльцевые зерна *T. edulis* более крупные, с более толстой экзиной и более крупными ячеями на поверхности. Виды секции *Tulipa* отличаются от видов 2 других секций рода типом апертур пыльцевых зерен и характером скульптуры экзины. Секция *Tulipa* по сравнению с секцией *Eriostemones* является более гетерогенной. Наибольшее разнообразие в структуре экзины обнаружено у среднеазиатских видов. Большая часть видов секции *Tulipa* имеет 3-бороздные или безапертурные сфероидальные пыльцевые зерна с ямчато-складчатой экзиной. У 5 видов (*T. linifolia* Regel, *T. dubia* Vved., *T. clusiana*, *T. montana* Lindl., *T. uzbekistanica* Z. Botsch.), характеризующихся 3-бороздными пыльцевыми зернами, экзина бугорчатая. Вид *T. maximowiczii* Regel имеет типичную для видов секции *Tulipa* 3-бороздную пыльцу, ямчато-струйчатую экзину, очень схожую по структуре с мелкосетчато-струйчатой экзиной видов секции *Eriostemones.* Дистальная борозда кавказских видов секции *Tulipa* всегда с бугорчатой мембраной. У части среднеазиатских видов дистальная борозда 3-бороздных пыльцевых зерен с оперкулумом. Среднеазиатские виды *T. dubia*, *T. anisophylla* Vved., *T. dasystemonoides* Vved., *T. hissarica* M. Pop. et Vved., *T. orthopoda* Vved., включенные А. И. Введенским (1935) в секцию *Leiostemones*, имеют 1-бороздную пыльцу с ямчато-бугорчатой экзиной, и наличие оперкулума на борозде не является для них видовым признаком.

Особого внимания заслуживает группа видов *Tulipa*, занесенных в свое время в страны Южной Европы и одичавших на этой территории. Эти виды (*T. gesneriana*, *T. praecox*, *T. agenensis*, *T. strangulata*) характеризуются дистально-латеральными 3-бороздными и безапертурными пыльцевыми зернами. Борозды крупные, часто одинаковые по размеру и форме. При таком строении апертур практически невозможно различить дистальную и проксимальную стороны. На препаратах пыльцы этих видов прослеживается тенденция к образованию сфероидальных безапертурных пыльцевых зерен из 3-бороздных. В связи с этим интересно отметить, что многие из среднеазиатских видов тюльпанов, являясь декоративными и перспективными для селекции растениями, на основе которых получены многочисленные сорта, также обладают 3-бороздными пыльцевыми зернами с ямчато-складчатой экзиной. Это — виды из группы *Leiostemones*: *T. greigii* Regel, *T. fosteriana* L., *T. ostrowskiana* Regel, *T. kaufmanniana* Regel, *T. eichleri* Regel, *T. vvedenskyi* Z. Botsch. (Кудрявцева, 1978; Воронин, 1987).

Так, например, самый многочисленный класс дарвиновских гибридов, включающий в себя 534 сорта, «удачно сочетает в себе раннее цветение, яркую окраску и крупный цветок среднеазиатского тюльпана *T. fosteriana* с низкорослостью и строгой бокаловидной формой цветков Дарвиновых тюльпанов» (Силина, Тамберг, 1971).

Виды *T. praestans* Hoog и *T. subpraestans* Vved. очень сходны по морфологии пыльцы. Они выделяются среди остальных видов секции *Leiostemones* наличием длинной борозды, заходящей своими концами на проксимальную сторону. Вид *T. regelii* Krasn., выделенный Введенским в монотипную секцию *Lophophyllon* Vved., имеет 1-бороздную пыльцу и мелкосетчато-струйчатую экзину, что указывает на его сходство по данным признакам с видами секции *Eriostemones.*

4. Виды *Erythronium* имеют только дистально-1-бороздные пыльцевые зерна и различаются по рисунку поверхности экзины и строению борозды. По палиноморфологическим признакам род *Erythronium* занимает как бы промежуточное положение или является связующим звеном между родами *Tulipa* и *Lilium*. В частности, это касается строения поверхности экзины. Виды *E. dens-canis* и *E. caucasicum* схожи с некоторыми видами *Tulipa* (*T. edulis* и *T. heterophylla*) по характеру скульптуры экзины (сетчато-переплетенно-струйчатая). Виды *E. japonicum* и *E. sibiricum* имеют определенное сходство с видами *Lilium* по строению стенок ячей на поверхности экзины (дробные, однорядные с поперечно расположенными элементами).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Баранова М. В. Ультраструктура палинодермы и морфологические типы пыльцевых зерен рода *Lilium* (*Liliaceae*) // Бот. журн. 1985. Т. 70. № 3. С. 297—304. — *Баранова М. В.* Конспект системы рода *Lilium* (*Liliaceae*) // Бот. журн. 1988. Т. 73. № 9. С. 1319—1329. — *Введенский А. И.* Род *Tulipa* L. // Флора СССР. Л.: Изд-во АН СССР, 1935. Т. 4. С. 320—364. — *Воронин В. В.* Тюльпаны степей и гор. Алма-Ата: Кайнар, 1987. 220 с. — *Данелия И. М., Косенко В. Н.* Морфология пыльцы кавказских видов рода *Tulipa* (*Liliaceae*) // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 3. С. 293—298. — *Косенко В. Н.* Морфология пыльцы *Chionographideae, Uvularieae, Tricyrtideae, Scoliopeae, Anguillarieae, Iphygenieae, Glorioseae, Colchiceae* (*Melanthiaceae*) // Бот. журн. 1988. Т. 73. № 2. С. 172—185. — *Косенко В. Н.* Возможные направления эволюции оболочки пыльцевого зерна в роде *Tulipa* (*Liliaceae*) // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 7. С. 25—38. — *Косенко В. Н., Левичев И. Г.* Морфология пыльцы родов *Gagea* и *Lloydia* (*Liliaceae*) // Бот. журн. 1988. Т. 73. № 7. С. 965—976. — *Кудрявцева В. М.* Селекция тюльпанов. Минск: Наука и техника, 1978. 125 с. — *Силина З. М., Тамберг Т. С.* Классификация садовых тюльпанов // Тр. по прикладной ботанике, генетике и селекции. 1971. Т. 46. Вып. 1. С. 244—253. — *Тахтаджян А. Л.* Система магнолиофитов. Л.: Наука, 1987. 439 с. — *Berg R. Y.* Morphology and taxonomic position of *Medeola, Liliaceae* // Skr. Norske vid.-akad. Oslo. 1. Mat.-Naturv. Kl. Ny Ser. 1962a. Bd 3. S. 1—56. — *Berg R. Y.* Contribution to the comparative embryology of the *Liliaceae*: *Scoliopus, Trillium, Paris* and *Medeola* // Skr. Norske vid.-akad. Oslo. 1. Mat.-Naturv. Kl. Ny Ser. 1962b. Bd 4. S. 1—64. — *Dahlgren R. M. T., Clifford H. T., Yeo P. F.* The families of the Monocotyledons. Berlin ect.: Springer-Verlag, 1985. 520 p. — *Grey-Wilson C., Matthews V. A.* Genus *Tulipa* L. // Flora Europaea. Cambridge: Univ. Press, 1980. Vol. 5. P. 28—31. — *Hall D.* A. The genus *Tulipa* L. London, 1940. 171 p. — *Krause K. Liliaceae* // Die natürlichen Pflanzenfamilien. Leipzig, 1930. Bd 15a. S. 227—386. — *Liang Sung-yun, Zhang Wi-xiu.* Pollen tetrads in *Lilium* with a discussion on the delimitation between *L. semperviroideum* and its ally // Acta Phytotax. Sinica. 1984. Vol. 22, № 4. P. 297—300. — *Liang Sung-yun, Zhang Wi-xiu.* Pollen morphology of the genus *Nomocharis* and its delimitation with *Lilium* // Acta Phytotax. Sinica. 1985. Vol. 23. № 6. P. 405—417. — *Mao Zu-mei.* Genus *Tulipa* L. // Flora Reipublicae popularis Sinicae. Sci. Press, 1980. T. 14. P. 308. — *Marais W.* Genus *Tulipa* L. // Flora of Turkey. 1984. Vol. 8. P. 302—311. — *Schulze W.* Beiträge zur Taxonomie der Liliefloren. V. Der Umfang der *Liliaceae* // Wiss. Ztschr. Friedrich-Schiller Univ. Jena. Math.-Nat. R. 1980. Bd 29. H. 4. S. 607—636. — *Takahashi M.* Pollen morphology in Asiatic species of *Trillium* L. // Bot. Mag. Tokyo. 1983. Vol. 96. N 1044. P. 377—384. — *Takahashi M.* Pollen morphology in Paris and its related genera // Bot. Mag. Tokyo. 1984. Vol. 97. N 1046.

P. 233—245. — *Takahashi M.* Pollen morphology in the genus *Erythronium* (*Liliaceae*) and its systematic implication // Amer. J. Bot. 1987. Vol. 74. N 8. P. 1254—1262. — *Takhtajan A.* Floristic regions of the world. Berkeley; Univ. California Press, 1986. 523 p.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР
Ленинград

Получено 15 V 1991

SUMMARY

Pollen morphology of 34 species from 6 genera of the *Liliaceae* family has been examined by light and scanning electron microscopes (SEM). For most species SEM data are presented for the first time. The heterogeneity of the genera *Tulipa* and *Lilium* in pollen grain aperture type and exine structure has been confirmed. The palynomorphological results are in agreement with the division of the genus *Tulipa* in two main groups of species, that correspond to the sections *Eriostemones* and *Tulipa* (*Leiostemones*) and which probably can be regarded as subgenera. The species of the section *Eriostemones* are characterized by monosulcate pollen grains with microreticulate-striate exine surface. Most of the species of the group *Leiostemones* (Vvedensky, 1935; Hall, 1940) possess distal-lateral-three-sulcate pollen grains with foveolate-plicate exine. Pollen grains in species of the section *Amana* (Vvedensky, 1935; Mao, 1980) are similar to those of the section *Eriostemones* in aperture type, but they differ by the lack of operculum on a sulcus and by the reticulate-implecto-striate exine surface. The genera *Nomocharis* and *Notholirion* are very similar to the genus *Lilium* in their pollen morphology. They possess large monosulcate pollen grains with macroreticulate exine and compound muri of lumina. Pollen grains in species of the genus *Cardiocrinum* also have macroreticulate exine but with the simple muri of lumina. Pollen grains in *Erythronium* species are monosulcate and the species differ from one another by the details of aperture and exine structure. There is certain similarity between pollen grains of the species of *Medeola virginana* and *Lilium* in the characters of the exine surface.

УДК 581.162 : 582.475.2

А. М. Мошкович

ОПЛОДОТВОРЕНИЕ У *PICEA ABIES* (*PINACEAE*)

A. M. MOSHKOVICH. FERTILIZATION IN *PICEA ABIES* (*PINACEAE*)

Приведены результаты изучения процесса оплодотворения у ели обыкновенной *Picea abies* начиная с излияния содержимого пыльцевой трубки в архегоний и завершая объединением половых ядер и образованием зиготы. Описано состояние мужского гаметофита и архегония к моменту оплодотворения, поведение в данном процессе половых ядер, мужской и женской цитоплазмы, состояние стерильных элементов в период оплодотворения и после завершения данного процесса.

Ель по сравнению с другими представителями сем. *Pinaceae* эмбриологически изучена сравнительно слабо, несмотря на то что некоторые данные о ней появились еще в работах W. Hofmeister (1851) (цит. по: Miyake, 1903) и E. Strasburger (1869) (цит. по: Miyake, 1903). В нашей стране со времен В. И. Беляева (1895, 1902) эмбриологические исследования данного рода, особенно женской генеративной сферы и оплодотворения, практически не проводились. Помимо цитированных авторов эмбриологию ели обыкновенной (включая процесс оплодотворения) изучал K. Miyake (1903). Краткие сведения о протекании данного процесса у *Picea abies* в условиях Швеции содержатся в работе R. Sarvas (1968), а для районов Крайнего Севера нашей страны биологию плодоношения этого вида изучал Г. М. Козубов (1974). Нами опубликованы данные предварительного изучения этого процесса (Мошкович, 1985), а также результаты наблюдений отдельных особенностей оплодотворения, которые не описаны в предшествующей литературе по эмбриологии *Picea* и в целом *Pinaceae* (Мошкович, 1986, 1988а).

Ряд исследований процесса оплодотворения выполнен на других видах ели: *Picea glauca* (Rauter, Farrar, 1968; Owens, Molder, 1979), *P. sitchensis* (Owens, Molder, 1980), *P. engelmannii* (Singh, Owens, 1981).

Материал и методы

Объект исследования — ель обыкновенная *Picea abies* (L.) Karst. Материал — разновозрастные семяпочки — собирали с деревьев, произрастающих на территории парка-дендрария (г. Кишинев). Для фиксации семяпочек использовали жидкость Навашина с предварительным кратковременным погружением в ацет-алкоголь (1 : 3). Исследование проводили на постоянных препаратах, подготовленных по общепринятой методике и окрашенных гематоксилином Гайденгайна. Толщина микротомных срезов 18—22 мкм. Микрофотографии сделаны с микроскопа МБИ-3 с помощью микрофотонасадки МФН-12.

Результаты и их обсуждение

Мужской гаметофит и архегоний перед оплодотворением

К тому моменту, когда пыльцевая трубка достигает шейки архегония, все структурные элементы (спермиевая клетка с 2 мужскими ядрами, клетка-ножка, ядро трубки) находятся в ее переднем конце. Спермиевая клетка в описываемый момент достигает значительных размеров, содержит очень плотную цитоплазму и 2 крупных, несущественно различающихся своими размерами ядра (Мошкович, Чеботарь, 1986а).

В литературе (Singh, 1978) часто утверждается, что спермии находятся в цитоплазме бывшей сперматогенной клетки. Между тем, как показали электронно-микроскопические исследования, деление ядра сперматогенной клетки *Picea asperata* (Camefort, 1978) и преобразование последней в спермиевую сопровождаются определенными изменениями цитоплазмы. Характерные для цитоплазмы сперматогенной клетки диктиосомы и эндоплазматический ретикулум исчезают, остаются лишь митохондрии, пластиды, рибосомы и появляются включения типа лизосом животной клетки. Последние, по предположению H. Camefort (1978), могут быть причастны к лизису цитоплазмы в микропилярном конце яйцеклетки. Аналогичная ультраструктура характерна для спермиевой клетки *Pinus sylvestris* (Willemse, Linskens, 1969).

В тесном контакте со спермиевой клеткой находится клетка-ножка, которая сохраняет свою целостность до конца роста пыльцевой трубки (Мошкович, Чеботарь, 1986а, б; Мошкович, 1988б). Впереди спермиевой клетки и клетки-ножки расположено ядро трубки. Цитоплазма собственно пыльцевой трубки, в которой содержатся структурные элементы, богата амилопластами с крахмальными зернами.

В зрелом архегонии почти весь его объем занимает яйцеклетка, в микропилярном конце которой перед оплодотворением образуется приемная вакуоль. Часто непосредственно под шейковыми клетками расположена интактная брюшная канальцевая клетка. Однако не редки случаи, когда к моменту оплодотворения она дегенерирует и тесно прилегает к верхушке яйцеклетки. Вход в архегоний образован шейковыми клетками, число которых у *Picea abies* достигает 32. Шейковые клетки обнаруживают признаки деструкции еще на стадии центральной клетки, к моменту приближения пыльцевой трубки бóльшая часть из них находится в состоянии дегенерации или дегенерировала. Архегоний окружен слоем плотно прилегающих друг к другу таблитчатых клеток с крупными ядрами — это обкладка архегония (Мошкович, 1989а, б).

Оплодотворение

Излияние содержимого пыльцевой трубки

Пыльцевая трубка внедряется в шейку, после чего шейковые клетки окончательно разрушаются (табл. I, *1, 3*), а содержимое пыльцевой трубки оказывается в приемной вакуоли яйцеклетки.

В сем. *Pinaceae* до настоящего времени неясным остается вопрос о том, проникает ли при оплодотворении пыльцевая трубка в яйцеклетку или, не проникая, только изливает свое содержимое в приемную вакуоль (Whatley, 1982). Согласно наблюдениям первых исследователей (Blackman, 1898; Ferguson, 1904), пыльцевая трубка у *Pinus* не проникает в яйцеклетку. В соответствии с описанием M. Ferguson (1904) разрыв кончика пыльцевой трубки происходит непосредственно над яйцеклеткой, при этом в последнюю изливается часть цитоплазмы с заключенными в ней структурными элементами. Была даже предпринята попытка сделать обобщение и высказано мнение (Chamberlain, 1957) о том, что в противо-

положность *Pinaceae* в других семействах хвойных кончик пыльцевой трубки более или менее проникает в микропилярную часть яйцеклетки. В то же время A. A. Lawson (1907) (цит. по: Whatley, 1982) был убежден в том, что у *Pinaceae* излияние содержимого пыльцевой трубки происходит, скорее, внутри яйцеклетки, нежели за ее пределами.

На основании наших наблюдений создается впечатление, что пыльцевая трубка не проникает в яйцеклетку, а вскрывается и изливает содержимое сразу после выхода из шейки в архегоний. Ток содержимого пыльцевой трубки «обливает» брюшную канальцевую клетку, отчего она темнеет, и смещает ее от положения непосредственно под шейкой, прижимая к верхушке яйцеклетки. Большая часть цитоплазмы пыльцевой трубки вместе со структурными элементами попадают в приемную вакуоль яйцеклетки. Часть же цитоплазмы остается за пределами яйцеклетки, в пространстве между выходом из шейки в архегоний и микропилярной частью яйцеклетки и даже «растекается» по поверхности последней (табл. I, *3*) и быстро дегенерирует. В то же время на табл. I, *1*, возможно, показано проникновение пыльцевой трубки в яйцеклетку. Однако подобные картины в нашем материале встречались редко.

При ультраструктурном изучении пыльцевой трубки *Pinus sylvestris* в момент излияния ее содержимого (Willemse, Linskens, 1969) выявлено, что пыльцевая трубка не проникает в яйцеклетку, а изливает свое содержимое в то время, когда проходит шейку и входит в полость архегония. К сожалению, момент излияния содержимого пыльцевой трубки описывается вскользь, и не всегда ясно, о чем идет речь: о вскрывании ее в архегонии или в яйцеклетке, а в некоторых работах термины «архегоний» и «яйцеклетка» используются как синонимы (Willemse, Linskens, 1969; Singh, 1978).

Высвобождение спермиевых ядер

Известно, и наши исследования подтвердили это (Мошкович, Чеботарь, 1986а), что у представителей *Pinaceae* мужские ядра заключены в одну клетку — спермиевую. Когда они высвобождаются из этой клетки: в пыльцевой трубке до излияния ее содержимого или спермиевая клетка входит интактной в приемную вакуоль, в которой и происходит высвобождение спермиевых ядер? При изучении оплодотворения у хвойных этот вопрос практически остался без внимания. C. Chamberlain (1957 : 334) следующим образом описал излияние содержимого пыльцевой трубки: «У *Pinus* оба спермия вместе с ядрами ножки и трубки и частью цитоплазмы изливаются в яйцеклетку». Сходное описание обсуждаемого момента находим в сводке Singh (1978 : 177): «У голосеменных, таких как *Pinus, Podocarpus, Cephalotaxus, Taxus* и *Ephedra*, где архегонии одиночные, шейковые клетки дезинтегрируют, и пыльцевая трубка проникает в я й ц е к л е т к у и высвобождает мужские клетки/ядра в н у т р ь а р х е г о н и я» (выделено нами). Из приведенных цитат следует, что при излиянии содержимого пыльцевой трубки в яйцеклетку попадает не целостная спермиевая клетка, а мужские ядра. Попутно отметим, что цитированное описание может служить иллюстрацией к констатированному выше факту нечеткого использования терминов «архегоний» и «яйцеклетка». В то же время на рис. 212 работы Ferguson (1904) спермиевая клетка *Pinus* сразу после ее вхождения в яйцеклетку показана целостной, и только несколько позднее (рис. 213) мужские ядра высвобождаются из цитоплазмы, которая в соответствии с представленной подписью сливается с цитоплазмой яйцеклетки. Данные Ferguson (1904) об интактности спермиевой клетки при ее вхождении в яйцеклетку подтвердились при электронно-микроскопическом изучении спермиевой клетки *Picea asperata* (Camefort; 1978). Мы склонны считать, что наблюдения цитированных авторов о вхождении в приемную вакуоль яйцеклетки интактной спермиевой клетки отражают действительное положение дел. Аргументом в пользу такого представления может, по нашему мнению, служить

следующее соображение: если у хвойных, в том числе *Pinaceae,* пластиды и отчасти митохондрии наследуются по отцовской линии (Camefort, 1969; Chesnoy, Thomas, 1971; Whatley, 1982; Chesnoy, 1987), то их донором, вероятнее всего, является цитоплазма спермиевой клетки, хотя этот вопрос еще не решен окончательно (Whatley, 1982). С ролью донора логично связана и необходимость сохранения ее интактной до проникновения в яйцеклетку.

Следующий вопрос — каков механизм высвобождения ядер из спермиевой клетки? В настоящее время известно только объяснение K. Goebel (1933), который связывает данный процесс с функционированием клетки-ножки. Последняя в процессе развития достигает высокой степени вакуолизации, перед оплодотворением лопается и разрывает спермиевую клетку, высвобождая таким образом спермиевые ядра. Объяснение Goebel (1933) представляется убедительным и до определенной степени подкрепляется и ранее полученными (Miyake, 1903; Ferguson, 1904) и нашими (Мошкович, 1988б; Мошкович, Чеботарь, 1986а, б) данными об увеличивающейся вакуолизации клетки-ножки в процессе ее развития, о сохранении целостности этой клетки до конца роста пыльцевой трубки, а также наблюдениями неизменно тесного контакта сперматогенной, затем спермиевой клеток и клетки-ножки на протяжении всего роста пыльцевой трубки. Таким образом, создается более или менее логичная картина: интактная спермиевая клетка и ассоциирующая с ней клетка-ножка (также интактная) вместе с остальным содержимым пыльцевой трубки попадают в приемную вакуоль яйцеклетки. В последней происходит высвобождение спермиевых ядер посредством описанного выше механизма. Однако окончательное выяснение соответствия изложенных предположений истинной картине требует дополнительных исследований.

Половые ядра

После высвобождения из спермиевой клетки мужское функциональное ядро направляется к ядру яйцеклетки и приходит с ним в контакт. В нашем материале наблюдались последовательные этапы сближения, контакта и слияния половых ядер (табл. I, *1—5*; табл. II, *1—6*). В период контакта, как и на предшествующих этапах, структура женского и мужского половых ядер представляется сходной. В отдельных случаях спермиевое ядро характеризуется более высокой плотностью (табл. I, *2*; табл. II, *3*, *4*). В месте контакта половых ядер на поверхности ядра яйцеклетки появляется небольшое увеличивающееся в дальнейшем углубление, в которое погружается мужское ядро (табл. I, *3—5*). Период контакта мужского и женского ядер довольно продолжителен, как и время, в течение которого мужское ядро сохраняет собственную оболочку, что отметил еще В. И. Беляев (1902).

Изучая у *Pinus sibirica* ядро зрелой яйцеклетки и таковое в период оплодотворения с использованием фазового контраста, И. П. Ермаков с соавт. (1982) отмечали, что по мере созревания яйцеклетки хромосомы ее ядра становятся все более деконденсированными. В момент оплодотворения хромосомы не просматриваются совсем. Несколько иную картину наблюдали у *Picea abies.* В период оплодотворения деконденсированные хромосомы расположены по всему объему ядра яйцеклетки. На отдельных препаратах удалось рассмотреть их структуру, подробно описанную нами ранее (Мошкович, 1989б).

По данным электронно-микроскопического изучения контакта половых ядер (Chesnoy, Thomas, 1971), вскоре после его возникновения ядерная оболочка в отдельных местах растворяется. Нуклеоплазмы обоих ядер сообщаются через крупные поры в ядерной оболочке. Сообщение между нуклеоплазмами увеличивается, пока не происходит полного слияния.

Согласно существующим представлениям (Singh, 1978), после слияния нуклеоплазм половых ядер каждое из них приобретает сетчатую структуру. Две

группы хроматина приближаются друг к другу, конденсируются и образуют две группы хромосом. Согласно проведенным наблюдениям, изложенным выше, хроматин в половых ядрах в период их объединения деконденсирован. Степень конденсации в дальнейшем усиливается. В конечном счете хромосомы ориентируются в метафазной пластинке в одной фигуре деления и приобретают вид типичных метафазных хромосом в митозе деления. Собственно, это уже первое деление зиготы. Ранняя анафаза этого деления представлена на табл. III.

Цитоплазма гамет в период оплодотворения

Цитоплазма яйцеклетки. У большинства таксономических групп растений (включая покрытосеменные) женская цитоплазма является для зиготы нового организма донором пластид и других клеточных органелл. Она формируется на базе всей цитоплазмы оплодотворенной яйцеклетки. Уникальную таксономическую группу в этом плане составляют хвойные, в частности *Pinaceae*. У исследованных представителей семейства (*Pinus*, *Larix* — Camefort, 1969; *Pseudotsuga* — Thomas, Chesnoy, 1969; *Picea* — Мошкович, 1989а) зигота формируется на месте, занимаемом сливающимися половыми ядрами. По имеющимся данным (Camefort, 1969), у *Larix decidua* в цитоплазму зиготы (неоцитоплазму) по материнской линии включаются митохондрии и гиалоплазма перинуклеарной зоны, в которой они концентрируются. Аналогичная зона формируется и в яйцеклетке *Pseudotsuga* (Thomas, Chesnoy, 1969). Остальная цитоплазма яйцеклетки дегенерирует (включая пластиды).

Признаки дегенерации цитоплазмы яйцеклетки у ели обыкновенной мы наблюдали, начиная с оплодотворения; в дальнейшем во время зиготогенеза, на стадиях ценоцитного и клеточного проэмбрио этот процесс заметно прогрессирует, а когда зародыш опускается в эндоспермальную полость, бывшая яйцеклетка полностью опустошается.

Цитоплазма спермиевой клетки. Предварительные наблюдения, связанные с поведением цитоплазмы спермиевой клетки в период оплодотворения и изложенные нами ранее (Мошкович, 1986б; 1988а), в настоящем исследовании подтвердились. В период оплодотворения (при контакте половых ядер) в яйцеклетке появляется заметный тяж, который начинается в ее микропилярном конце, достигает контактирующих половых ядер и раздваивается, окружая их (табл. I, *5*). В других случаях наблюдали 2 тяжа (табл. I, *3*). Достигнув половых ядер, каждый из тяжей огибает их. Тяжи выделяются на фоне цитоплазмы яйцеклетки более интенсивной окраской. Мы высказали предположение, что описываемые тяжи представляют собой текущую цитоплазму спермиевой клетки с содержащимися в ней органеллами.

Другое наблюдение — появление у ели в период оплодотворения узкой зоны тонкоструктурированной цитоплазмы вокруг объединяющихся половых ядер (табл. II, *6*). Описываемая зона у ели не столь заметна, как у *Larix* и *Pseudotsuga* (у которых она возникает до оплодотворения и, следовательно, целиком материнского происхождения): она более узкая и не отличается интенсивной окраской от остальной цитоплазмы. В дальнейшем эта зона расширяется и в период первого деления зиготы становится достаточно заметной (табл. III, *1*, *2*). Собственно, это уже неоцитоплазма. Наши наблюдения согласуются с данными M. Willemse (1974) по электронно-микроскопическому изучению яйцеклетки *Pinus sylvestris* после оплодотворения. Автор сообщает об образовании в этот период вокруг ядра зиготы узкой зоны, содержащей эндоплазматический ретикулум и мелкие митохондрии. В последующем зона увеличивается и включает в себя липидные капли и пластиды. Последние, как полагает автор, отцовского происхождения, поскольку в спермиевой клетке, вокруг спермиевого ядра и в неоцитоплазме они имеют сходную структуру.

Наблюдение в яйцеклетке ели в период ее оплодотворения узкой перинуклеарной зоны послужило основанием для предположения, что в ее образовании принимает участие цитоплазма спермиевой клетки.

Обобщение результатов наших наблюдений, а также литературных данных о наследовании у отдельных изученных представителей семейств *Pinaceae* (*Larix* — Camefort, 1969) и *Cupressaceae* (Chesnoy, Thomas, 1971; Whatley, 1982; Chesnoy, 1987) клеточных органелл по отцовской линии привело к представлению о том, что: 1) цитоплазма спермиевой клетки во время оплодотворения не смешивается с цитоплазмой яйцеклетки, как думала Ferguson (1904), а вслед за функционирующим ядром направляется к месту объединения ядер; 2) отцовские органеллы мигрируют к половым ядрам не изолированно и не на стадии 2 свободных ядер проэмбрио, как описывал Camefort (1969), а с током цитоплазмы спермиевой клетки в период оплодотворения; 3) как и у *Cupressaceae* (Chesnoy, Thomas, 1971; Chesnoy, 1987), цитоплазма спермиевой клетки у *Pinaceae*, возможно, не только исполняет транспортную роль (доставка клеточных органелл к месту образования зиготы), но и сама участвует в образовании неоцитоплазмы. Для подтверждения или опровержения изложенного представления о поведении цитоплазмы спермиевой клетки представителей сем. *Pinaceae* в период оплодотворения и ее роли в образовании цитоплазмы зиготы и затем зародыша необходимы дальнейшие исследования.

Стерильные элементы генеративной сферы в период и после оплодотворения

К стерильным элементам мужской генеративной сферы относятся ядро трубки, клетка-ножка, нефункционирующее спермиевое ядро, цитоплазма пыльцевой трубки. Все они остаются в приемной вакуоли яйцеклетки.

Ядро трубки. В период оплодотворения оно дегенерирует (табл. I, *6*). Ferguson (1904) наблюдала случаи начала митотического деления ядра трубки.

Клетка-ножка. Согласно наблюдениям Ferguson (1904), клетка-ножка у *Pinus* сохраняется интактной вплоть до стадии 8-клеточного проэмбрио. В исследованных нами яйцеклетках *Picea abies* в период и после оплодотворения интактную клетку-ножку не наблюдали, а ее ядро практически не отличалось от дегенерировавшего ядра трубки (табл. I, *6*). Наши наблюдения согласуются с выводами Goebel (1933) о дислокаторной функции клетки-ножки (высвобождение спермиевых ядер из спермиевой клетки), выполнение которой связано с ее разрывом еще до оплодотворения.

Нефункционирующее спермиевое ядро. В конечном итоге ядро дегенерирует в приемной вакуоли яйцеклетки (табл. I, *6*); в редких случаях оно выходит в цитоплазму яйцеклетки и уплотняется (табл. III, *3, 4*). Ferguson (1904) наблюдала митотическое деление ядра в микропилярном конце яйцеклетки и предположила, что делящееся ядро возникло в результате слияния ядра брюшной канальцевой клетки с нефункциональным спермиевым ядром. У *Picea* иногда наблюдали случаи, когда 2-е мужское ядро опускалось в цитоплазму яйцеклетки, увеличивалось в размерах, при этом в нем происходила конденсация хроматина (Singh, Owens, 1981).

Цитоплазма пыльцевой трубки. При излиянии содержимого пыльцевой трубки часть цитоплазмы остается вдоль ее стенок, а также за пределами яйцеклетки. Та часть цитоплазмы пыльцевой трубки, которая изливается в яйцеклетку, дегенерирует в ее приемной вакуоли. В связи с данными о наследовании пластид по отцовской линии у отдельных таксонов хвойных (Whatley, 1982) возник вопрос, не принадлежат ли эти пластиды (по меньшей мере их часть) цитоплазме пыльцевой трубки? Ответ на данный вопрос требует специальных исследований.

Что касается изменений стерильных элементов женской генеративной сферы в период и после оплодотворения, то выше мы отмечали деструктивные процессы в шейковых клетках задолго до оплодотворения и полное их разрушение в период прохождения через шейку пыльцевой трубки.

Брюшная канальцевая клетка. В случае, если к моменту оплодотворения она сохраняется интактной и расположена под шейкой архегония, что наблюдали часто у *Picea abies*, то после излияния содержимого пыльцевой трубки она темнеет, затем, вероятно, с его током перемещается к верхушке яйцеклетки, располагаясь над ней в виде колпачка, и в конечном итоге дегенерирует.

Наряду с типичным поведением брюшной канальцевой клетки отмечены редкие случаи необычного ее развития. При этом ее ядро внедряется в яйцеклетку, где возможно ее слияние с нефункционирующим спермиевым ядром (Ferguson, 1904) либо с ядром яйцеклетки (Chamberlain, 1957). Картина, которую мы интерпретируем как слияние второго типа, изображена на табл. III, 5. В архегонии, яйцеклетка которого представлена на рисунке, брюшная канальцевая клетка отсутствует, шейковые клетки интактны, на основании чего мы заключили, что пыльцевая трубка не проходила через шейку и следовательно мужские ядра не проникли в яйцеклетку. В последней в то же время наблюдали 2 крупных, примерно одинаковых размеров ядра. Если одно из них принять за ядро яйцеклетки, то другое, возможно, представляет собой ядро брюшной канальцевой клетки.

В условиях Молдовы оплодотворение у ели обыкновенной в 1980 г. было отмечено в материале, зафиксированном 7 VI. Мы продолжали наблюдать этот процесс при последующем сборе материала до 14 VI. В 1982 г. оплодотворение впервые было отмечено 28 V. Таким образом, как и сроки развития генеративной сферы, сроки оплодотворения у ели варьируют в зависимости от климата и погодных условий сезона. Для районов Нью-Йорка и Чикаго (Miyake, 1903; Chamberlain, 1957) сроки протекания репродуктивных процессов сходны с таковыми в Молдове. В то же время в условиях Крайнего Севера оплодотворение происходит почти на месяц позднее (Козубов, 1974).

Оплодотворение, как и предшествующие процессы развития женской генеративной сферы, протекает практически синхронно во всех архегониях данной семяпочки и с некоторым смещением во времени в семяпочках, расположенных на одной и той же семенной чешуе. Так, в архегониях одной семяпочки наблюдали оплодотворение, в архегониях другой — деление центральной клетки.

Мы не проводили специальных подсчетов, однако нередко отмечали случаи отсутствия оплодотворения в отдельных архегониях в пределах семяпочки.

Выводы

1. Проведено светооптическое исследование оплодотворения ели обыкновенной *Picea abies* (L.) Karst. Структурно-морфологические изменения репродуктивных элементов в данном процессе у исследованного объекта соответствуют известным схемам его протекания в сем. *Pinaceae*.

2. Проведено специальное исследование с целью выяснения, проникает ли в яйцеклетку кончик пыльцевой трубки или она вскрывается над яйцеклеткой. При изучении собственного материала однозначного ответа не получено.

3. Поставлен вопрос о месте высвобождения мужских половых ядер из спермиевой клетки. На основании собственных наблюдений и литературных данных сделан вывод о том, что спермиевая клетка должна входить интактной в приемную вакуоль яйцеклетки и только в последней происходит ее разрыв и высвобождение спермиевых ядер.

4. Высказано предположение, что тяжи интенсивно окрашенной цитоплазмы в яйцеклетке, появляющиеся в период оплодотворения, — это текущая цитоплазма

спермиевой клетки, направляющаяся одновременно со спермиевым ядром или вслед за ним из приемной вакуоли яйцеклетки к месту слияния половых ядер. Предположительно зона тонкоструктурированной цитоплазмы вокруг сливающихся спермиевого ядра и ядра яйцеклетки формируется (по меньшей мере отчасти) с участием цитоплазмы спермиевой клетки.

5. Высказано мнение об участии у *Pinaceae* цитоплазмы спермиевой клетки в образовании цитоплазмы зиготы и зародыша. Аргументы в пользу данного мнения: сходство ультраструктурной организации цитоплазмы спермиевой клетки *Pinaceae* и мужских гамет *Cupressaceae* (у последнего таксона цитоплазма зиготы формируется преимущественно за счет мужской цитоплазмы); появление у *Picea abies* токов цитоплазмы в яйцеклетке в период ее оплодотворения; образование в этот же период зоны тонкоструктурированной цитоплазмы вокруг сливающихся половых ядер.

6. Исходя из предполагаемого участия цитоплазмы спермиевой клетки в образовании неоцитоплазмы поставлен вопрос о правомерности рассмотрения у *Pinaceae* только спермиевых ядер в качестве мужских гамет, что в настоящее время общепринято.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Беляев В. И. К вопросу об оплодотворении у хвойных // Тр. о-ва естествоиспытателей при Императорском Варшавском ун-те. 1895. Вып. 1. С. 1—2. — *Беляев В. И.* Оплодотворение у ели // Дневник XI Съезда русских естествоиспытателей и врачей. СПб, 1902. — *Ермаков И. П., Баранцева Л. М., Матвеева Н. П.* Структура ядра развивающегося архегония и проэмбрио *Pinus sibirica* Du Tour // Онтогенез. 1982. Т. 13. № 6. С. 611—620. — *Козубов Г. М.* Плодоношение хвойных на Севере. Л.: Наука, 1974. 136 с. — *Мошкович А. М.* Структурно-морфологические особенности и темпы оплодотворения у ели обыкновенной в условиях Молдавии // Половое размножение хвойных растений. Тез. докл. II Всес. симп. Новосибирск, 1985. С. 25—27. — *Мошкович А. М.* Предварительные данные о некоторых особенностях яйцеклетки ели обыкновенной *Picea abies* (L.) Karst. в период развития, до и после оплодотворения // Гаметогенез, оплодотворение и эмбриогенез семенных растений, папоротников и мхов. Тез. докл. IX Всес. совещ. по эмбриологии растений. Кишинев: Штиинца, 1986. С. 105—106. — *Мошкович А. М.* Некоторые особенности яйцеклетки ели обыкновенной *Picea abies* (L.) Karst. в период созревания и оплодотворения // Бот. иссл. Структурная ботаника. Кишинев: Штиинца, 1988а. Вып. 2. С. 16—26. — *Мошкович А. М.* Клетка-ножка мужского гаметофита ели обыкновенной *Picea abies* (L.) Karst. // Бот. журн. 1988б. Т. 73. № 4. С. 497—507. — *Мошкович А. М.* Женская генеративная сфера ели обыкновенной *Picea abies* (L.) Karst. I. Развитие мегагаметофита и архегония // Бот. иссл. Вып. 6. Эмбриология и анатомия. Кишинев: Штиинца, 1989а. С. 73—89. — *Мошкович А. М.* Женская генеративная сфера ели обыкновенной *Picea abies* (L.) Karst. II. Зрелая яйцеклетка // Там же. 1989б. С. 90—102. — *Мошкович А. М., Чеботарь А. А.* Мужская генеративная сфера ели обыкновенной *Picea abies* (L.) Karst. Пыльцевая трубка, мужской гаметогенез // Эмбриология и анатомия репродуктивных и вегетативных органов семенных растений. Кишинев: Штиинца, 1986а. С. 27—52. — *Мошкович А. М., Чеботарь А. А.* Структурные особенности клетки-ножки хвойных в связи с ее функциональным значением и эволюционным состоянием // Источники информации в филогенетической систематике растений. М.: Наука, 1986б. С. 57—58. — *Чеботарь А. А.* Цитологические аспекты концепции неоплазмы зиготы водорослей, мохообразных, папоротникообразных и семенных растений // Эмбриология и анатомия репродуктивных и вегетативных органов некоторых низших и высших растений. Кишинев: Штиинца, 1987. С. 3—14. — *Blackman H.* On the cytological features of fertilization and related phenomena in *Pinus sylvestris* L. // Phil. Trans. Roy. Soc. 1898. Vol. 190B. P. 394—424. — *Camefort H.* Fécondation et proembryogénèse chez les Abietacées (Notion de néocytoplasme) // Rev. Cytol. Biol. vég. 1969. Vol. 32. P. 253—271. — *Camefort H.* Evolution des structure cytoplasmique au cours de la gametogénèse mâle ches le *Picea asperata* // Soc. Bot. France. Actual. bot. 1978. Vol. 1-2. P. 109—113. — *Chamberlain C. J.* Gymnosperms. Structure and evolution. N.Y.: Johnson Reprint corporation, 1957. 484 p. — *Chesnoy L.* L'origine des organites du cytoplasme embryonnaire chez les Gymnospermes // Bull. Soc. bot. France. 1987. Vol. 134. P. 51—56. — *Chesnoy L., Thomas M.* Electron microscopy

studies on gametogenesis and fertilization in Gymnosperms // Phytomorphology. 1971. Vol. 21. N 1. P. 50—63. — *Ferguson M.* Contribution to the knowledge of the life history of *Pinus* with special reference to sporogenesis, the development of the gametophytes and fertilization // Proc. Wash. Acad. Sci. 1904. Vol. 6. P. 1—102. — *Goebel K.* Organographie der Pflanzen. Dritter Teil: Samenpflanzen. 2-d ed. Jena: G. Fischer, 1933. — *Miyake K.* On the development of the sexual organs and fertilization in *Picea excelsa* // Ann. Bot. 1903. Vol. 17. P. 351—372. — *Owens J. N., Molder M.* Sexual reproduction of white spruce (*Picea glauca*) // Can. J. Bot. 1979. Vol. 57. P. 152—169. — *Owens J. N., Molder M.* Sexual reproduction of Sitka spruce (*Picea sitchensis*) // Can. J. Bot. 1980. Vol. 58. N 8. P. 886—901. — *Rauter R. M., Farrar J. L.* Embryology of *Picea glauca* (Moench) Voss. // Proc. 16 Northeast For. Tree Improvement Conf. Macdonald College, Quebec: August 1968. P. 13—14. — *Sarvas R.* Investigations on the flowering and seed crop of *Picea abies* // Comm. Inst. For. Fenn. 1968. Vol. 67. N 5. P. 1—84. — *Singh H.* Embryology of Gymnosperms // Handb. Pflanzenanat. Specieller Teil. 1978. Bd 10. H. 2. — *Singh H., Owens J. N.* Sexual reproduction of Engelmann spruce (*Picea engelmannii* Parry) // Can. J. Bot. 1981. Vol. 59. P. 793—810. — *Thomas M. J., Chesnoy L.* Observations relatives aux mitochondries Feulgen-positives de la zone périnucléaire de l'oosphère du *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco // Rev. Cytol. Biol. vég. 1969. Vol. 32. P. 165—182. — *Whatley J. M.* Ultrastructure of plastid inheritance: green algae to angiosperms // Biol. Rev. Cambridge Phil. Soc. 1982. Vol. 57. N 4. P. 527—569. — *Willemse M. Th. M.* Megagametogenesis and formation of neocytoplasm in *Pinus sylvestris* L. // Fertilization in higher plants. Proc. Int. Symp. on fertilization in higher plants. Nijmegen; Netherlands, 1974. P. 97—105. — *Willemse M. Th. M., Linskens H. F.* Dévelopment du microgametophyte chez le *Pinus sylvestris* entre la méiose et la fécondation // Colloque sur les aspects cytologique de la reproduction sexuée des plantes ovulées. Paris. Extrait de la Rev. Cytol. Biol. vég. 1969. Vol. 32. P. 121—128.

Ботанический сад АН Республики Молдова
Кишинев

Получено 3 I 1990

SUMMARY

The light microscopical study of fertilization in *Picea abies* (L.) Karst. revealed both the correspondence of this process to the general schemes for *Pinaceae* and a number of details that are weakly or quite not elucidated in literature: 1. The appearance in the ovocyte during the fertilization of a cytoplasm cord which begins at the micropylar end of the ovocyte, then moves to the fusing nuclei and, dividing into two parts, surrounds them; 2. The formation around the fusing nuclei of a narrow zone finestructurated cytoplasm. A suggestion is made that the observed cord represents a flow of the sperm-cell cytoplasm with its cell organelles which simultaneously with the functional male nucleus or following it moves to the site of the sexual neclei fusion, and takes part in the formation of the finestructurated cytoplasm zone around them and possibly participates in neocytoplasm formation.

СООБЩЕНИЯ

УДК 581.331.1 : 582.671.1

А. Н. Винтер, И. И. Шамров

МЕГАСПОРОГЕНЕЗ И РАЗВИТИЕ ЗАРОДЫШЕВОГО МЕШКА У ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДОВ *NYMPHAEA* И *VICTORIA* (*NYMPHAEACEAE*)

A. N. WINTER, I. I. SHAMROV. MEGASPOROGENESIS AND EMBRYO SAC DEVELOPMENT IN REPRESENTATIVES OF THE GENERA *NYMPHAEA* AND *VICTORIA* (*NYMPHAEACEAE*)

У *Nymphaea alba, N. gigantea* и *Victoria amazonica* в результате деления археспориальной клетки образуются спорогенная и париетальная клетки. Париетальная ткань — 2—3-слойная. Мегаспорогенез завершается формированием линейной триады, у *V. amazonica* иногда обратно Т-образной тетрады. Зародышевый мешок развивается из халазальной мегаспоры и является моноспорическим, двумитозным, 4-ядерным и однополюсным. Его развитие соответствует Oenothera-типу. Зрелый зародышевый мешок *Nymphaea alba* имеет лопастной гаусторий.

Рядом исследователей (Cook, 1902, 1906; Seaton, 1908; Khanna, 1967) было выявлено, что зародышевый мешок у *Castalia odorata, Nymphaea advena, N. stellata* и *Victoria cruziana* развивается в соответствии с нормальным или Polygonum-типом. Эти сведения вошли в эмбриологические сводки (Davis, 1966; Padmanabhan, 1970; Батыгина, 1981; Поддубная-Арнольди, 1982; и др.) и ни у кого не вызывали сомнения. Полученные нами материалы позволяют говорить, что зародышевый мешок у представителей родов *Nymphaea* и *Victoria* развивается иначе.

В предлагаемой работе рассматриваются особенности мегаспорогенеза и развития зародышевого мешка у *Nymphaea alba* L., *N. gigantea* Hook. и *Victoria amazonica* (Роёрр.) Sowerby.

Материал и методика исследования описаны в предыдущей работе (Шамров, Винтер, 1991).

Мегаспорогенез и развитие зародышевого мешка

На ранних этапах развития в субэпидерме зачатка семяпочки дифференцируется одна (редко две) археспориальная клетка, которая делится периклинально и отделяет париетальную и спорогенную клетки (рис. 1, *1*, *2*). Последняя непосредственно становится мегаспороцитом (рис. 1, *3*, *4*). Самой длительной стадией профазы I мейоза является стадия формирования синаптонемного комплекса в мегаспороците (по нашим данным у *Nymphaea alba* она может длиться до 30 дней в зависимости от глубины произрастания). У *N. gigantea* и *N. alba* ядро располагается в микропилярной части мегаспороцита, у *Victoria amazonica* — очень редко в его халазальной части (рис. 1, *5*; 2, *1*; 3, *1, 2*). Форма и ориентация фрагмопласта первого деления у *Nymphaea gigantea* могут варьировать (рис. 1, *6—8*). В результате этого деления образуются две неравные клетки диады (рис. 1, *9*). Нижняя (халазальная) клетка диады имеет большие размеры и более крупное ядро. У *Victoria amazonica* более крупной может быть микропилярная клетка диады, но такая картина встречается редко. Далее делится

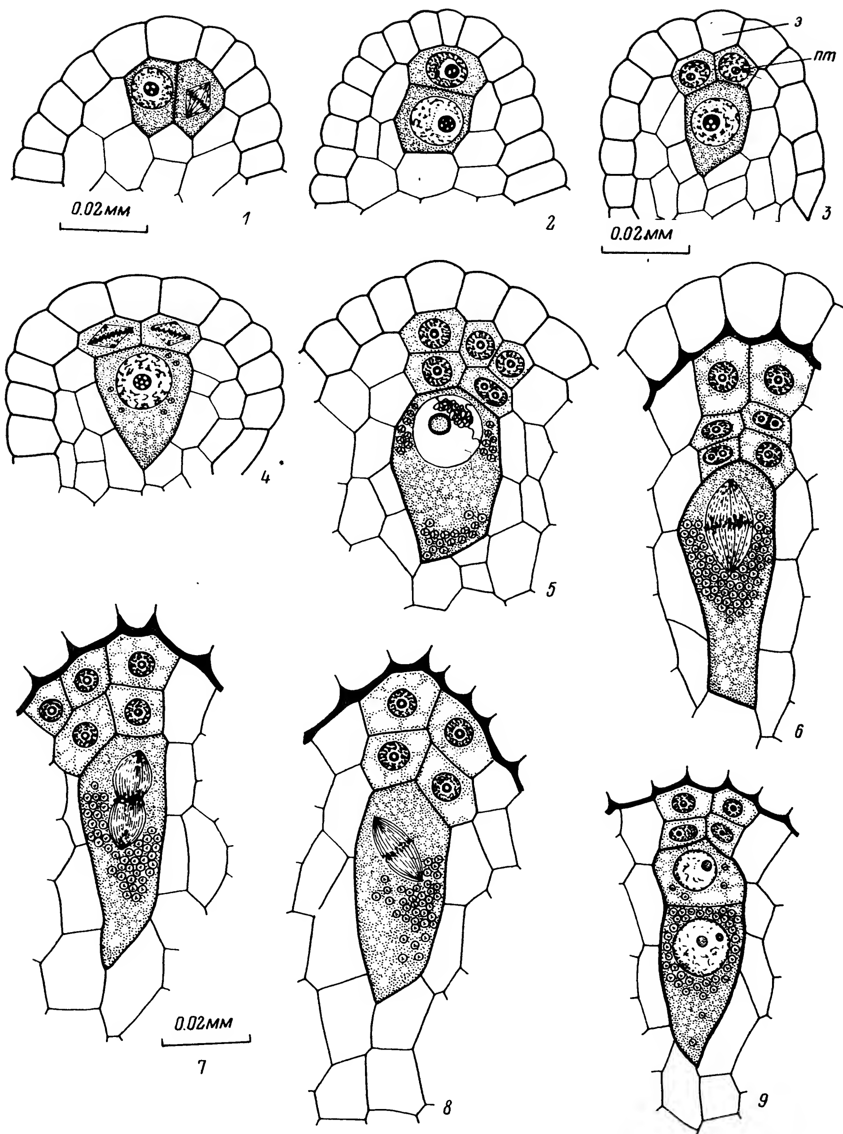


Рис. 1. Мегаспорогенез и развитие зародышевого мешка у *Nymphaea gigantea* (*1—23*).

В эпидерме нуцеллуса темным показано отложение веществ полисахаридной природы на радиальных и внутренних тангенциальных стенках клеток. *пт* — париетальная ткань, *э* — эпидерма нуцеллуса, *эп* — эпистаза.

только халазальная клетка диады, в результате чего формируется линейная триада (рис. 2, *3*, *4*). У *V. amazonica* в единичных случаях отмечались обратно Т-образные тетрады. Образование тетрад мегаспор у *Nymphaea alba* и *N. gigantea* не обнаружено. Перед первым делением мейоза стенки мегаспороцита, особенно в халазальной части, утолщаются за счет отложения каллозы (рис. 1, *5—8*; 2, *1*, *2*; 3, *2*). При образовании диады и триады их внутренние стенки тоньше, чем наружные. Функционирующей становится халазальная мегаспора триады. Она быстро увеличивается в размерах и занимает объем двух дегенерирующих мегаспор.

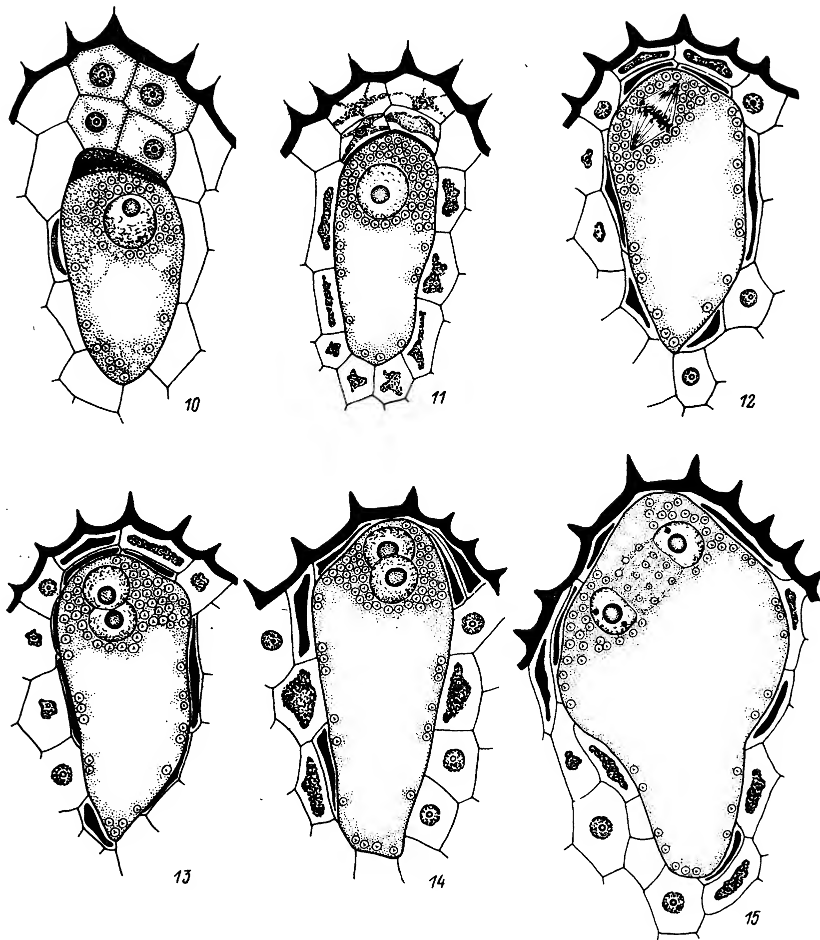


Рис. 1 (*продолжение*).

У исследованных видов некоторым своеобразием характеризуется стадия одноядерного зародышевого мешка (рис. 1, *10, 11*; 2, *3—5*; 3, *3*). Сначала ядро располагается в центре зародышевого мешка и окружено плотной цитоплазмой. Затем у *N. gigantea* в халазальной части формируется крупная вакуоль и ядро оттесняется в микропилярную часть, где и происходит первый митоз. Фрагмопласт ориентирован несколько наклонно по отношению к продольной оси зародышевого мешка (рис. 1, *12*). У *N. alba* обнаружено перемещение ядра и изменение вакуолизации цитоплазмы в одноядерном зародышевом мешке. В ядре отчетливо выявляются два ядрышка, которые могут сливаться перед первым митозом, и оно перемещается в верхней половине зародышевого мешка. Этот процесс сопровождается образованием вакуолей в микропилярной и халазальной частях (рис. 2, *3—6*). Однако ко времени первого митоза вакуоли исчезают, а ядро остается в микропилярной части, где и осуществляется первый митоз. В халазальной части в это время наблюдается «уплотнение» цитоплазмы. Фрагмопласт ориентирован вдоль продольной оси зародышевого мешка (рис. 2, *7, 8*). Эту картину трудно спутать с делением мегаспороцита. Форма и размер делящихся клеток различны. При первом делении в зародышевом мешке видны остатки дегенерирующих мегаспор и утолщения эпидермальных клеток нуцеллуса (рис. 2, *1, 2, 7, 8*). После первого деления в зародышевом мешке остатки деге-

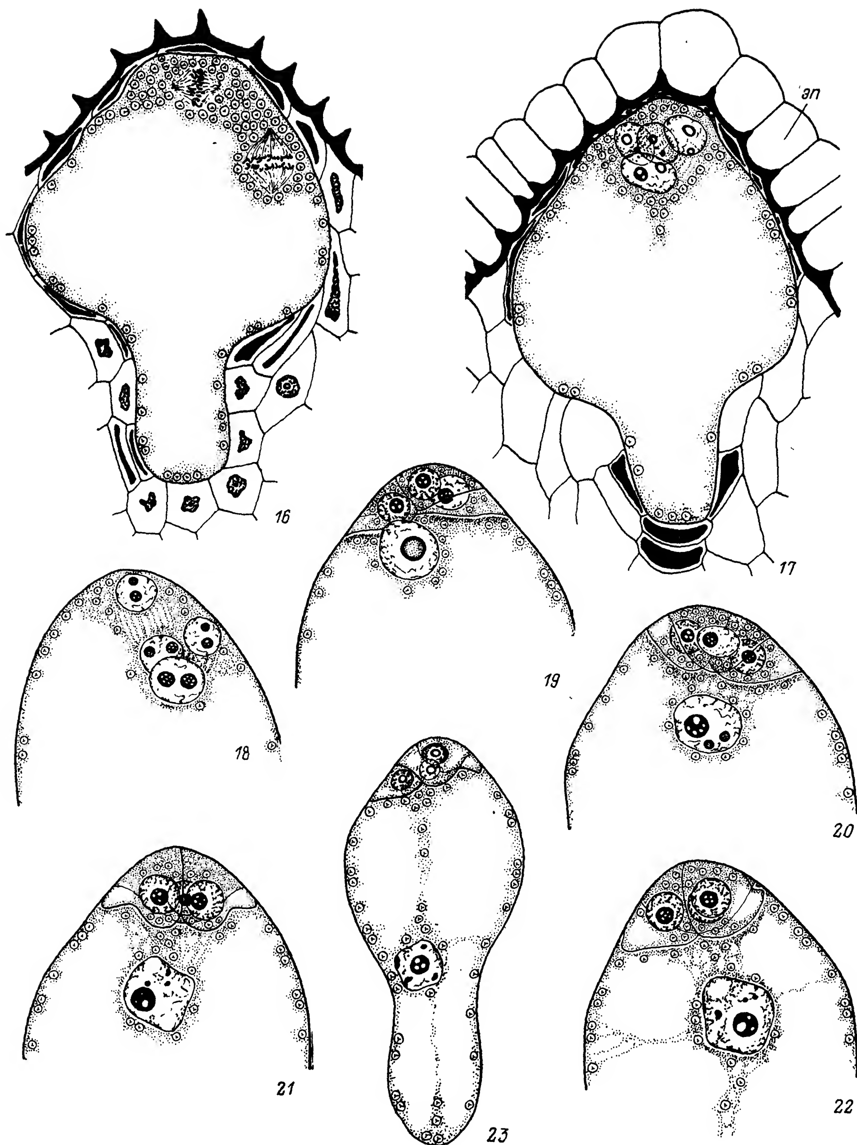


Рис. 1 (*продолжение*).

нерирующих мегаспор исчезают. Два образовавшихся ядра не расходятся к противоположным полюсам, а перемещаются в микропилярной части. В это время они округлой формы с крупными ядрышками. Иногда в одном из ядер наблюдается слияние двух ядрышек. В халазальной части зародышевого мешка всех исследованных видов сохраняется крупная вакуоль (рис. 1, *13*, *14*; 2, *9—14*; 3, *4*). Зародышевый мешок интенсивно растет, изменяются его размер и форма. На начальных этапах развития рост зародышевого мешка преобладает в микропилярном направлении. Постепенно его микропилярная часть расширяется, а халазальная удлиняется. Параллельно наблюдается дегенерация окружающих клеток нуцеллуса и париетальной ткани. Второй митоз в зародышевом мешке происходит после окончательного разрушения париетальной ткани, когда его

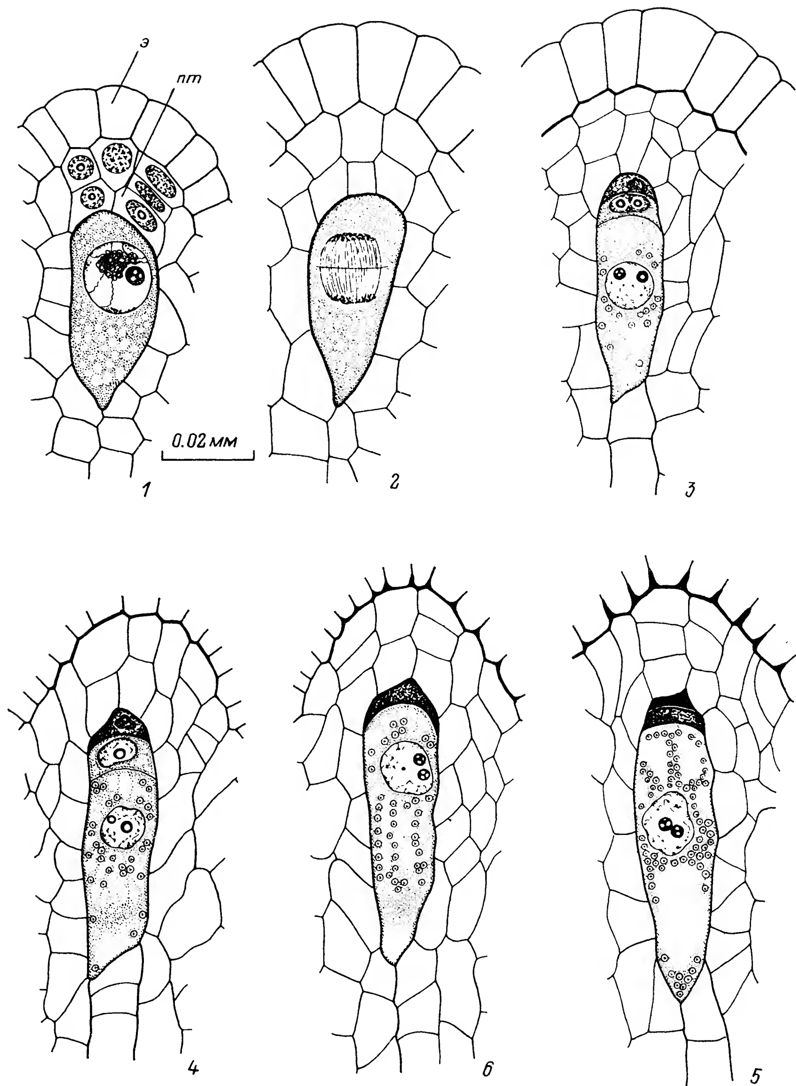


Рис. 2. Мегаспорогенез и развитие зародышевого мешка у *Nymphaea alba* (*1—23*).
Обозначения те же, что и на рис. 1.

верхушка оказывается под эпидермой нуцеллуса, преобразованной в эпистазу, а размер увеличивается почти вдвое. К моменту деления ядра расходятся. Одно оказывается в апикальной части зародышевого мешка, другое несколько ниже. Почти весь объем зародышевого мешка занимает крупная вакуоль. При расхождении ядер перед вторым митозом изменяется их форма и они становятся лопастными. Следует отметить, что тяжи цитоплазмы между ними напоминают фрагмопласт, но ядрышки в ядрах хорошо выражены (рис. 1, *15*; 2, *15*, *16*). Второй митоз происходит на микропилярном полюсе в обоих ядрах одновременно, а фрагмопласты располагаются почти под прямым углом друг к другу (рис. 1, *16*; 2, *17*, *18*). После образования четырех ядер начинаются процессы клеткообразования и дифференциации элементов зародышевого мешка (рис. 1, *17—22*; 2, *19—22*). Сформированный зародышевый мешок имеет яйцевой аппарат, состоящий из яйцеклетки сидячей формы и двух синергид, и центральную клетку

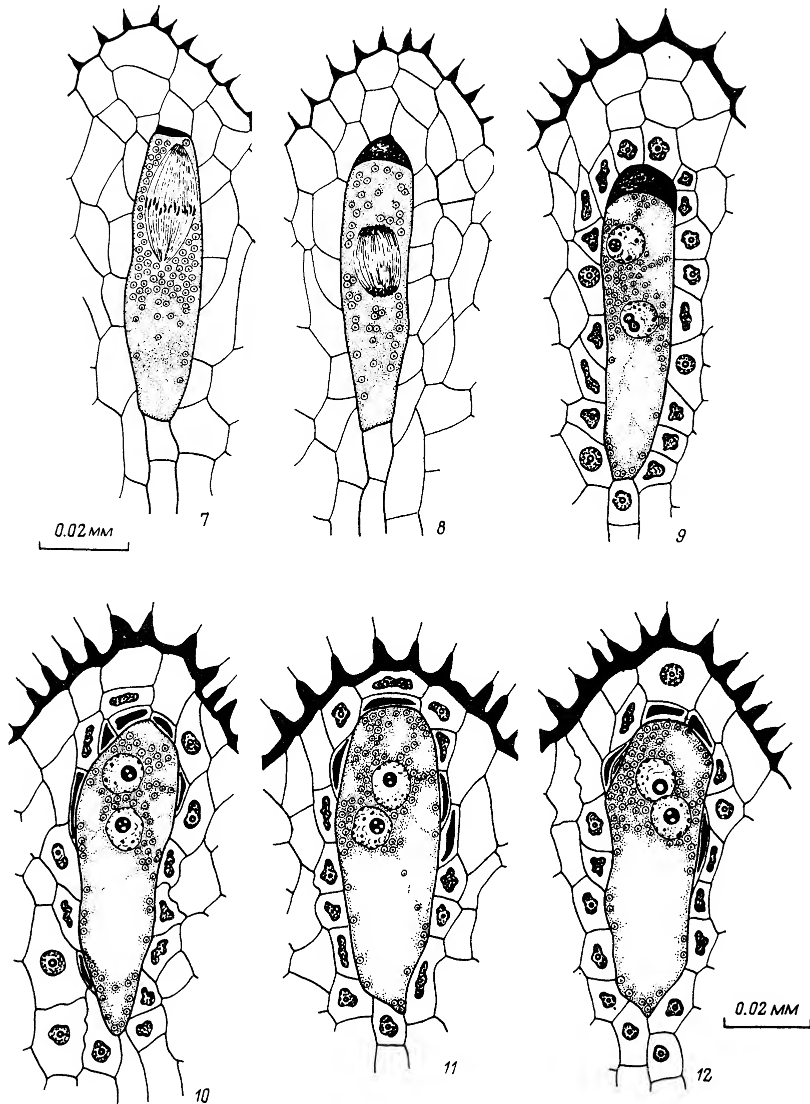


Рис. 2 (*продолжение*).

с одним полярным ядром. Уже на ранних этапах дифференциации хорошо видно, что полярное ядро крупнее остальных и имеет два крупных ядрышка (рис. 1, *18*; 2, *19*). Элементы яйцевого аппарата морфологически слабо различимы. Их ядра одинаковой формы и размера, но ядра синергид окрашиваются интенсивнее. Полярное ядро некоторое время располагается под яйцевым аппаратом, затем перемещается к халазальному концу, окруженное слоем цитоплазмы. Последние этапы созревания зародышевого мешка у *N. alba* имеют свои особенности. Одновременно с опусканием единственного полярного ядра наблюдается интенсивный рост халазального конца зародышевого мешка. Он представляет собой трубку, заполненную плотной цитоплазмой с крахмалом (рис. 2, *22*, *23*). Путь роста халазального конца отмечен сильной дегенерацией прилегающих клеток нуцеллуса.

На всем протяжении мегаспорогенеза и развития зародышевого мешка во всех структурах в большом количестве выявляется крахмал.

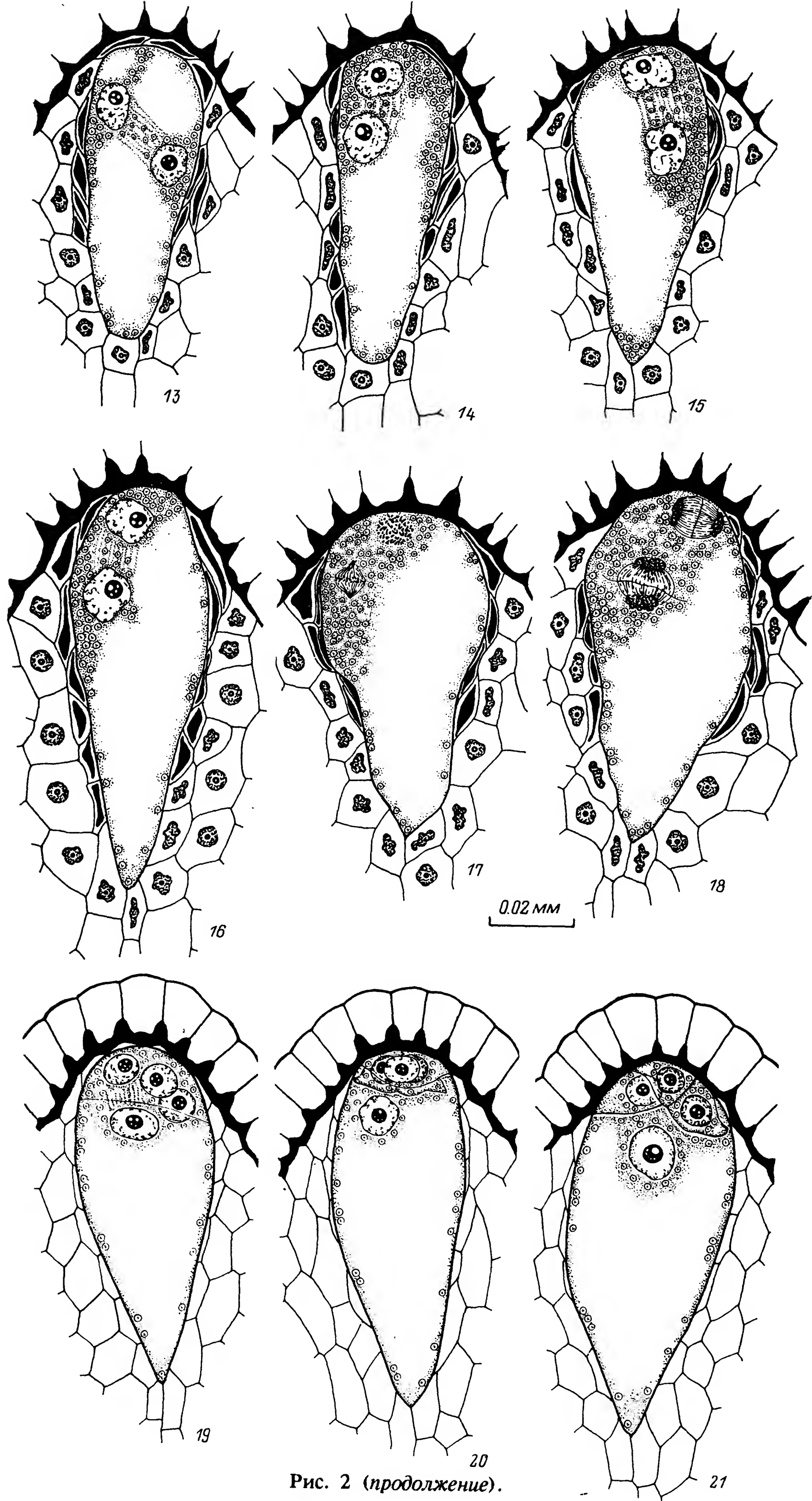


Рис. 2 (*продолжение*).

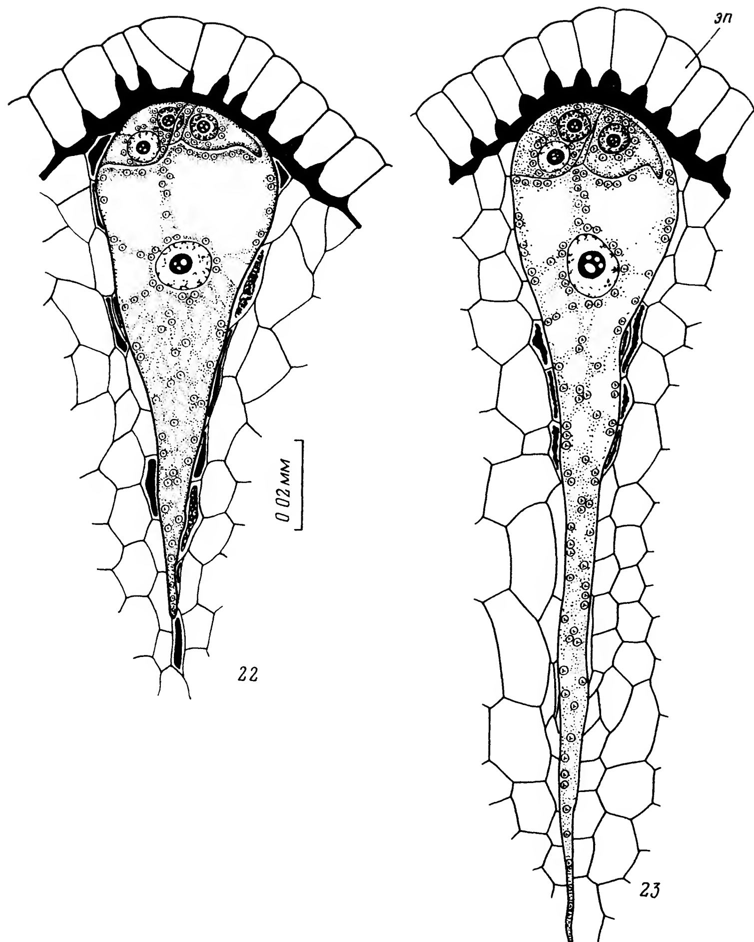


Рис. 2 (*продолжение*).

Авторы работ по развитию женского гаметофита у представителей сем. *Nymphaeaceae* единодушны в мнении, что зародышевый мешок у них развивается по нормальному или Polygonum-типу и проходит 8-ядерную стадию. Однако все исследователи подчеркивают, что антиподы у многих видов эфемерные и сохраняются в крайнем случае до первых делений эндосперма. Только у *Nuphar lutea* они не формируются и дегенерируют на стадии ядер (Мейер, 1960).

Для уточнения формы, размеров зародышевых мешков и наличия в них антипод проведено выделение тотальных зрелых зародышевых мешков из семяпочек *Nymphaea alba, N. gigantea, Nuphar lutea, Victoria amazonica.*

Зрелый зародышевый мешок *Nymphaea alba* очень маленький по сравнению с размерами семяпочки. В нем выделяются две части: небольшая микропилярная часть и длинный халазальный отросток, который, по-видимому, следует рассматривать как гаусторий. Судя по характеру роста халазального отростка и его структуре перед оплодотворением, можно предположить следующую картину его роста. На начальных этапах развития — это тонкая трубка, которая, достигнув определенной длины, начинает увеличивать общую поверхность зародышевого мешка за счет образования тончайших боковых выростов — «ребер», которые проникают в ткань нуцеллуса и вызывают ее разрушение. Вероятно поэтому на

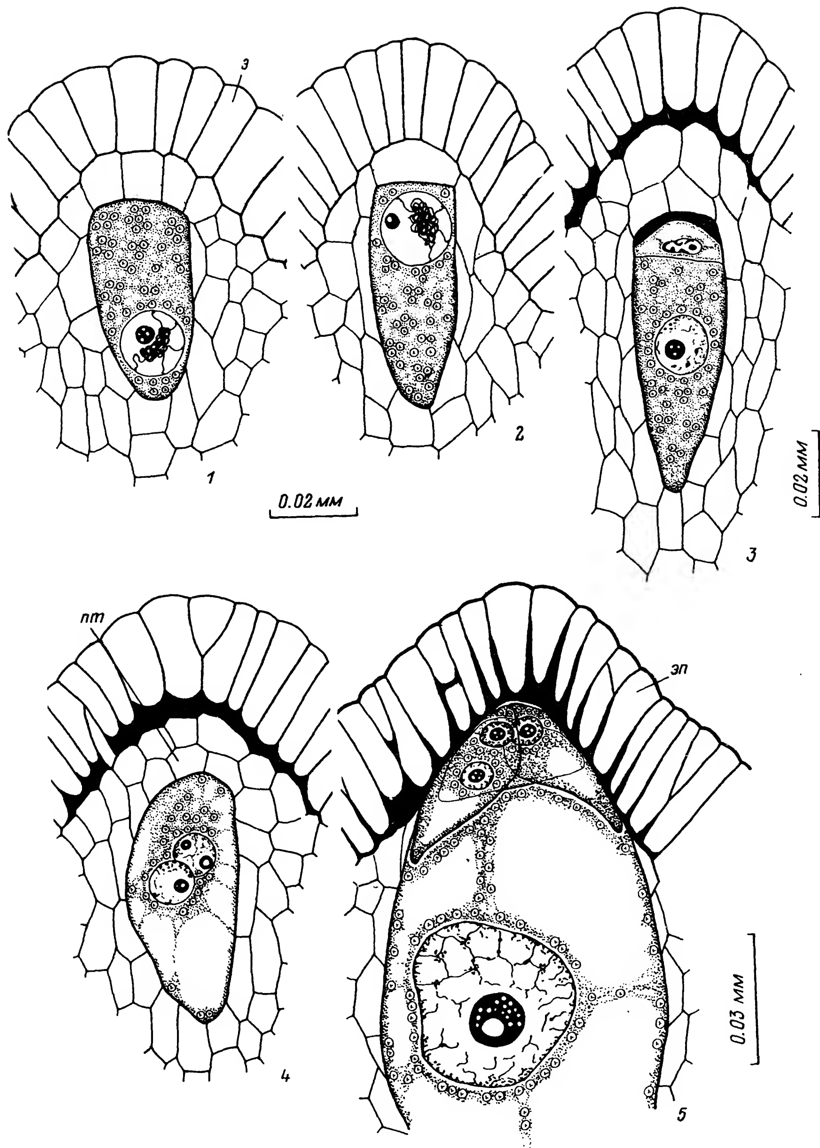


Рис. 3. Отдельные стадии мегаспорогенеза и развития зародышевого мешка у *Victoria amazonica* (*1—5*).

Обозначения те же, что и на рис. 1.

препаратах хорошо видно, что гаусторий есть, но форма его не понятна. Перед оплодотворением в зародышевом мешке различимы яйцевой аппарат и одно полярное ядро центральной клетки, которое располагается в месте перехода микропилярной части в гаусторий. Антиподы или их дегенерирующие остатки отсутствуют. Средняя длина зародышевого мешка (n = 20) — 216 мкм, гаустория — 145 мкм, ширина микропилярной части — 42.5 мкм (рис. 4, *1, 1а*).

Зрелый зародышевый мешок *N. gigantea* слегка удлиненной формы, немного расширен в микропилярной и сужен в халазальной части. Халазальный отросток отсутствует. В центральной клетке одно полярное ядро, которое располагается в месте перехода микропилярной части в халазальную. Антиподы или их деге-

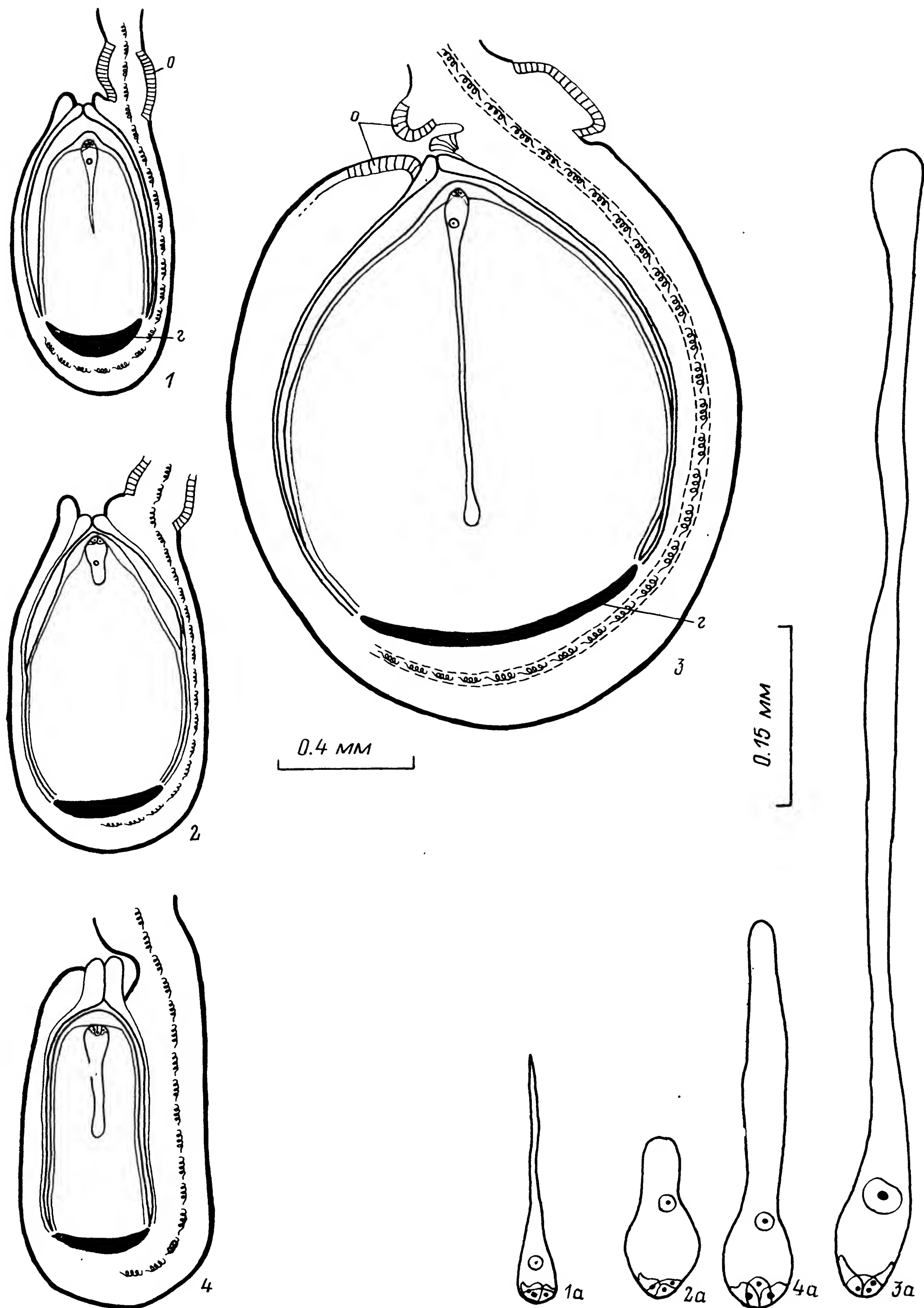


Рис. 4. Относительные размеры семяпочек и зрелых зародышевых мешков *Nymphaea alba* (*1, 1a*), *N. gigantea* (*2, 2a*), *Victoria amazonica* (*3, 3a*), *Nuphar lutea* (*4, 4a*).

г — гипостаза, *о* — обтуратор.

нерирующие остатки не обнаружены. Средняя длина зародышевого мешка (n = = 20) — 67 мкм, ширина микропилярной части — 21.7 мкм (рис. 4, *2, 2a*).

Зрелый зародышевый мешок *Victoria amazonica* очень длинный (длина составляет 3/4 длины семяпочки), узкий, с небольшими расширениями в микропилярной и халазальной частях. Яйцевой аппарат представлен двумя крупными синергидами и яйцеклеткой сидячей формы. Центральная клетка имеет одно очень крупное полярное ядро, расположенное недалеко от яйцевого аппарата. Полярное ядро лопастной формы, слабо хроматизированное, с множеством вакуолей в очень крупном ядрышке. Цитоплазма центральной клетки располагается главным образом в пристенном слое. Ее мощный тяж тянется также к полярному ядру, окружая его (рис. 3, *5*; 4, *3*, *3a*). Антиподы или их дегенерирующие остатки отсутствуют. Длина зародышевого мешка (n = 20) — 1076 мкм, ширина микропилярной части — 53.

Зрелый зародышевый мешок *Nuphar lutea* удлиненной формы, приближающейся к цилиндрической. Микропилярная часть, которая составляет 1/4 длины зародышевого мешка, слегка расширена. В центральной клетке одно полярное ядро, которое располагается далеко от яйцевого аппарата. Антиподы или их дегенерирующие остатки отсутствуют. Средняя длина зародышевого мешка (n = 20) — 247.4 мкм, ширина в микропилярной части — 53.6 мкм (рис. 4, *4*, *4a*).

На рис. 4 показаны соотношения размеров семяпочек исследованных видов и зародышевых мешков. Зародышевые мешки вытянуты вдоль микропилярно-халазальной оси семяпочки, прямые, их халазальные концы не достигают гипостазы.

Таким образом, зародышевый мешок у *Nymphaea alba, N. gigantea* и, предположительно, *Victoria amazonica* моноспорический, развивается из халазальной мегаспоры триады (у *V. amazonica*, вероятно, и из микропилярной), однополюсный, двумитозный, его развитие происходит по Oenothera-типу. В зрелом зародышевом мешке изученных видов элементы яйцевого аппарата морфологически слабо различимы. Их ядра находятся почти на одном уровне. Синергиды имеют небольшие крючковидные выросты, а сидячая яйцеклетка занимает боковое положение.

Обсуждение

В литературе существует довольно большое число работ, в которых обсуждаются вопросы мегаспорогенеза у представителей сем. *Nymphaeaceae.* У *Nymphaea advena, Castalia ampla* (Cook, 1906), *Nymphaea stellata* (Khanna, 1967) и *Nuphar lutea* (Винтер, Шамров, 1991) описаны как тетрады, так и триады мегаспор. Однако ряд авторов отмечает образование только тетрад мегаспор у *Nymphaea advena* (Seaton, 1908), *Nuphar lutea* (Мейер, 1960), *Euryale ferox* (Khanna, 1964), *Nymphaea candida, N. tetragona* (Вальцева, Савич, 1965). В настоящем исследовании мы обнаружили лишь триады мегаспор. Мегаспорогенез сопровождается некоторым своеобразием. Было выявлено наличие более плотной цитоплазмы на стадии синаптонемного комплекса в халазальной части мегаспороцита, а затем в халазальной клетке диады и триады. Такое состояние цитоплазмы в клетках в период мегаспорогенеза отмечено ранее для видов *Sonneratia* (Mauritzon, 1939; Venkateswarlu, 1939) и *Schisandra* (Kapil, Jalan, 1963; Swamy, 1965).

Образование линейной триады мегаспор также характерно для *Cabomba caroliniana* (сем. *Cabombaceae*) (Батыгина и др., 1982). У этого вида было описано своеобразное развитие зародышевого мешка из халазальной мегаспоры. Оно включает стадию дегенерации халазального ядра в 2-ядерном зародышевом мешке и формирование в дальнейшем лишь 4 ядер в микропилярной части зародышевого мешка. Однако позже (Титова, 1988; Titova, 1990) было показано, что у *C. caroliniana*, так же как и у *Nymphaea alba, N. gigantea, Victoria amazonica* и

Nuphar lutea (Винтер, 1988; Winter, 1990; Винтер, Шамров, 1991) зародышевый мешок развивается в соответствии с Oenothera- или Schisandra-типом. В сообщении, посвященном *Nuphar lutea* (Винтер, Шамров, 1991), мы уже проанализировали имеющуюся литературу относительно типа развития зародышевого мешка и пришли к выводу, что Oenothera- и Schisandra-типы по всей вероятности близки и между ними трудно провести четкую границу. В своем исследовании мы используем классификацию, предложенную И. Д. Романовым (1971), и считаем, что способ развития зародышевого мешка у изученных видов следует относить к Oenothera-типу, который предполагает развитие зародышевого мешка не только из микропилярной, но и халазальной мегаспоры.

У исследованных нами видов развитие зародышевого мешка имеет некоторые особенности. В 1-ядерном зародышевом мешке по мере его вакуолизации более плотная цитоплазма исчезает у *Nymphaea gigantea* и *Victoria amazonica*, но сохраняется в халазальной части у *Nymphaea alba*. Кроме того, фрагмопласт первого деления в зародышевом мешке *N. gigantea* ориентирован под углом к продольной оси, как у *Nuphar lutea* (Винтер, Шамров, 1991), а у *Nymphaea alba* — параллельно продольной оси, как это характерно для развития зародышевого мешка по Oenothera-типу (Maheshwari, 1947). Анализируя полученные данные, мы пришли к выводу, что наличие плотной цитоплазмы в халазальной части зародышевого мешка *N. alba*, вероятно, связано с функционированием последней как гаустория уже до оплодотворения. У *Nymphaea gigantea*, так же как и у *Nuphar lutea*, в гausторий после оплодотворения преобразуется халазальная клетка эндосперма.

Авторы благодарят Т. Б. Батыгину за предложенную тему исследования и консультации при выполнении работы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Батыгина Т. Б. Семейство *Nymphaeaceae* // Сравнительная эмбриология цветковых растений. Л.: Наука, 1981. Т. 1. С. 105—110. — *Батыгина Т. Б., Шамров И. И., Колесова Г. Е.* Эмбриология нимфейных и лотосовых. II. Развитие женских эмбриональных структур // Бот. журн. 1982. Т. 67. № 9. С. 1179—1195. — *Вальцева О. В., Савич Е. И.* О развитии зародыша у *Nymphaea candida* Presl и *N. tetragona* Georgi // Бот. журн. 1965. Т. 50. № 9. С. 1323—1326. — *Винтер А. Н.* Эмбриология рода *Hydrostemma* (*Barclaya*) в связи с его систематическим положением: Автореф. дис. ...канд. биол. наук. Л., 1988. 18 с. — *Винтер А. Н., Шамров И. И.* Развитие семяпочки и зародышевого мешка у *Nuphar lutea* (*Nymphaeaceae*) // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 3. С. 74—86. — *Мейер К. И.* К эмбриологии *Nuphar luteum* Sm. // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1960. Т. 65. № 6. С. 48—59. — *Поддубная-Арнольди В. А.* Характеристика семейств покрытосеменных растений по цитоэмбриологическим признакам. М.: Наука, 1982. 352 с. — *Романов И. Д.* Типы развития зародышевого мешка покрытосеменных растений // Пробл. эмбриологии. Киев: Наукова думка, 1971. С. 72—113. — *Титова Г. Е.* Эмбриология некоторых водных растений (*Nelumbo nucifera* Gaertn., *Cabomba caroliniana* A. Gray, *Trapa astrachanica* (Fler.) Winter): Автореф. дис. ...канд. биол. наук. Л., 1988. 17 с. — *Шамров И. И., Винтер А. Н.* Развитие семяпочки у представителей родов *Nymphaea* и *Victoria* (*Nymphaeaceae*) // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 8. С. 1072—1083. — *Cook M. T.* Development of the embryo sac and embryos of *Castalia odorata* and *Nymphaea advena* // Bull. Torrey Bot. Club. 1902. Vol. 29. P. 211—220. — *Cook M. T.* The embryogeny of some Cuban *Nymphaeaceae* // Bot. Gaz. 1906. Vol. 42. P. 376—396. — *Davis G. L.* Systematic embryology of the *Angiosperms*. New York; London; Sydney: John Wiley and Sons, 1966. 528 p. — *Kapil R. N., Jalan S. Schisandra* Michaux — its embryology and systematic position // Bot. Notis. 1964. Vol. 117, fasc. 3. P. 285—306. — *Khanna P.* Morphological and embryological studies in *Nymphaeaceae*. 1. *Euryale ferox* Salisb. // Proc. Indian Acad. Sci. Sect. B. 1964. Vol. 59. N 4. P. 237—243. — *Khanna P.* Morphological and embryological studies in *Nymphaeaceae*. 3. *Victoria cruziana* D'Orb. and *Nymphaea stellata* Willd. // Bot. Mag. Tokyo. 1967. Vol. 80. N 950. P. 305—312. — *Maheshwari P.* Tetranucleate embryo sacs in angiosperms // Lloydia. 1947. Vol. 10. N 1. P. 1—18. — *Mauritzon J.* Contribution to the embryology of the orders *Rosales* and *Myrtales* // Lunds Univ. Arsskr. N.

F. 1939. Avd. 2. Vol. 35. N 2. P. 1—121. — *Padmanabhan D. Nymphaeaceae* // Bull. Indian Nat. Sci. Acad. 1970. N 41. P. 59—62. — *Seaton S.* The development of the embryo sac of the *Nymphaea* // Bull. Torr. Bot. Club. 1908. Vol. 35. P. 283—290. — *Swamy B. G.* Macrogametophytic ontogeny in *Schisandra chinensis* // J. Indian Bot. Soc. 1965. Vol. 43. N 3. P. 391—396. // *Titova G. E.* The development of the female generative structures in *Cabomba caroliniana* A. Gray (*Cabombaceae*) // Abstr. XI Internat. Symp. Embryology and seed reproduction. Leningrad. USSR: Nauka, 1990. P. 210. — *Venkateswarlu J.* A contribution to the embryology of the *Sonneratiaceae* // Proc. Indian Acad. Sci. B. 1939. Vol. 5. P. 206—223. — *Winter A. N.* Peculiarities of the female gametophyte development in the families *Nymphaeaceae* and *Barclayaceae* // Abstr. XI Internat. Symp. Embryology and seed reproduction. Leningrad. USSR: Nauka, 1990. P. 189.

Мелитопольский госпединститут
Ботанический институт им. В. Л. Комарова
АН СССР
Ленинград

Получено 24 XII 1990

УДК 581.8 : 582.998.2

Н. С. Ханджян

О ПОЛОЖЕНИИ РОДА *URSINIA* В СИСТЕМЕ СЕМЕЙСТВА *ASTERACEAE*

N. S. KHANJIAN. ON THE POSITION OF THE GENUS *URSINIA* IN THE SYSTEM OF THE FAMILY *ASTERACEAE*

Морфолого-анатомическое изучение плодов 6 видов африканского рода *Ursinia* свидетельствует о цельности рода, представляющего собой одну естественную группу, которая по строению плода резко отличается от изученных до настоящего времени представителей 50 родов трибы *Anthemideae*. Этим подтверждается мнение H. Robinson и R. Brettell (1973) об исключении рода *Ursinia* из состава трибы *Anthemideae*.

Род *Ursinia* был описан J. Gaertner в 1791 г. и помещен в трибу *Arctotideae* сем. *Asteraceae*. H. Cassini (1816), придавая особое значение лопастям рыльца, поместил этот род в трибу *Anthemideae*. Промежуточное положение *Ursinia* между трибами *Arctotideae* и *Anthemideae* отмечали многие исследователи, в том числе и A. Cronquist (1975). Были даже сторонники включения *Ursinia* в трибу *Senecioneae* (Lessing, 1832; De Candolle, 1836). Этот дискуссионный вопрос многими авторами (Beauverd, 1915; Merxmüller, 1954; Heywood, Humphries, 1977), а также монографом рода (Prassler, 1967) решен в пользу отнесения *Ursinia* к трибе *Anthemideae*. Однако в 1973 г. американские исследователи H. Robinson и R. Brettell на основании подробного морфологического анализа венчика, паппуса и пыльцевых зерен выделили род *Ursinia* в особую трибу и дали описание нового таксона сем. *Asteraceae* — трибы *Ursinieae*. Типом единственного рода трибы является *U. paradoxa* (L.) Gaertn. (= *Arctotis paradoxa* L.). Все 37 видов рода (Prassler, 1967) подразделяются на 2 подрода — *Ursinia* с 2-рядным и *Sphenogyne* с 1-рядным паппусами.

Цель настоящего исследования — дать более полную характеристику рода *Ursinia* и с помощью морфолого-анатомического анализа плода сравнить его с изученными до настоящего времени родами трибы *Anthemideae*.

Карполого-анатомическое исследование рода *Ursinia* впервые провел F. Reitbrecht (1974), который в своей диссертационной работе привел результаты по 2 видам — *U. calenduliflora* N. E. Brown и *U. cakilefolia* Orange. На основании изучения 86 видов, принадлежащих 39 родам трибы *Anthemideae*, им составлена схема родственных взаимоотношений этих родов, где род *Ursinia* выделяется в особую группу A и занимает исходное положение. По схематическому изображению и детали поперечного среза семянки *U. calenduliflora* род *Ursinia* четко отличается от остальных приведенных в данной работе родов.

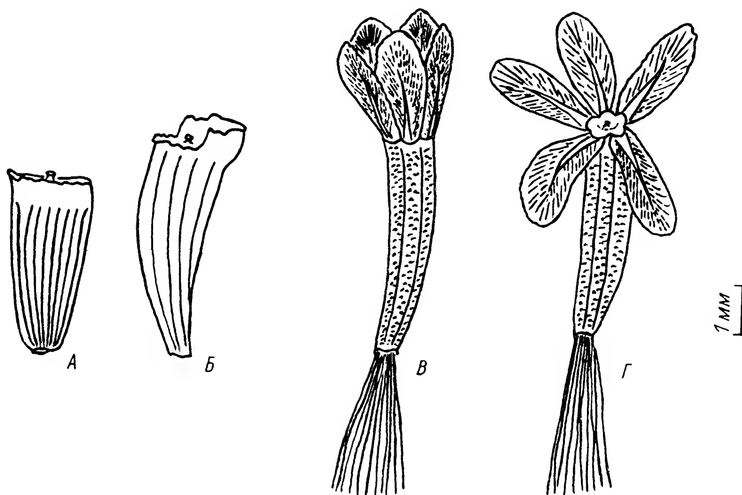


Рис. 1. Семянки *Anthemis altissima* (*А*), *A. iberica* (*Б*), *Ursinia anthemoides* (*В*) и *U. speciosa* (*Г*).

Материал и методика

Исследовали виды: *U. anthemoides* (L.) Poir. (Sweden Botanicus Bergianus), *U. anethoides* (DC.) N. E. Br. (Hortus Botanicus Nationalis Belgii), *U. versicolor* N. E. Br. (Botanisk Have Stadsgartnerens kontor Viborgvej 144, Arhus V. — Danmark), *U. sericea* N. E. Br. (Wilhelm-Pieck-Universität, Rostock), *U. speciosa* DC. (Jardin Botanique de Dijon), *U. calenduliflora* N. E. Br. (Seal-Easi, a Dickinson a. Robinson Group Product).

Материал по изученным видам получен из различных ботанических учреждений, которым приношу свою благодарность. Постоянные препараты, изготовленные по общепринятой методике, описанной нами ранее (Ханджян, 1971), хранятся в Институте ботаники АН Армении (ERE).

Результаты и обсуждение

У всех изученных нами видов рода *Ursinia* семянки имеют специфическую форму и весьма однотипны. Они узкопродолговатые, 9—11 мм дл. Незрелые семянки прямые, соломенно-желтые, продольно полосато-ребристые; зрелые — слегка дуговидно согнутые, сероватые, с едва заметной ребристостью, покрытые беловатыми чешуями, в базальной части снабжены пучком длинных (5 мм) белых волосков; паппус 3—4 мм дл., состоит из 5 черепитчато расположенных лепестковидных пластинок со срединной соломенно-желтой удлиненно-треугольной жилкой и белопленчатой окраиной (рис. 1).

Все изученные виды *Ursinia* обладают сходным анатомическим строением семянки (с незначительными отклонениями отдельных структур у разных видов). Учитывая это обстоятельство, далее приводим описание только одного представителя — *U. anethoides*. На анатомических срезах семянок *U. anethoides* четко идентифицируются перикарпий, спермодерма, остатки эндосперма и семядоли (рис. 2). Форма поперечного среза семянки почти округлая, со слабо волнистым очертанием. Перикарпий многослойный, состоит из 11—16 рядов клеток. Клетки наружной эпидермы крупные, на срезе вытянутые в вертикальном направлении, темноокрашенные, с сильно утолщенными наружными стенками. Основная ткань перикарпия плотная и сложена из 2 тканей — механической и паренхимной.

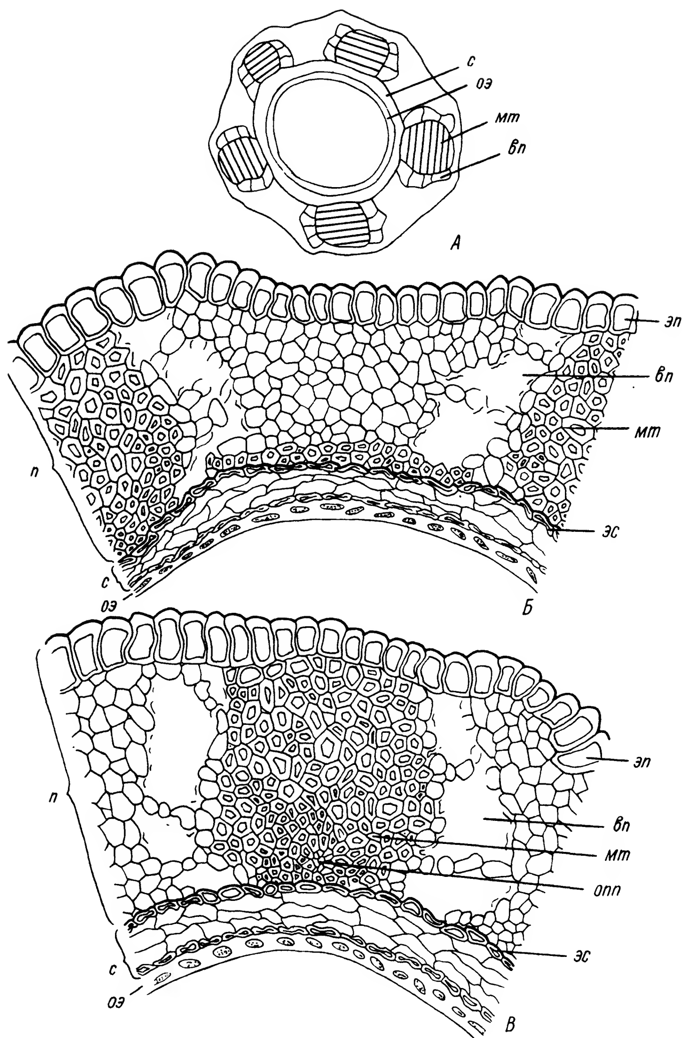


Рис. 2. Строение околоплодника *Ursinia anethoides*.

А — поперечный срез семянки, *Б* — перикарпий в области паренхимной ткани, *В* — перикарпий в области механической ткани. *вп* — воздушная полость, *мт* — механическая ткань, *опп* — остаток проводящего пучка, *оэ* — остаток эндосперма, *п* — перикарпий, *с* — спермодерма, *эп* — эпидерма перикарпия, *эс* — эпидерма спермодермы.

Механическая ткань состоит из плотно расположенных клеток с утолщенными оболочками и сосредоточена на 5 равномерно отдаленных друг от друга участках среза. Во внутренних слоях механического тяжа, ближе к спермодерме, обнаруживаются дериваты проводящей системы. Паренхимная ткань состоит из почти изодиаметрических многогранных клеток, имеющих в различной степени лигнифицированные оболочки и расположенных между 5 механическими тяжами. Внутренние слои трапециеобразно расположенной паренхимной ткани содержат несколько (1—3) рядов мелких брахисклереид с сильно утолщенными лигнифицированными оболочками. Облитерация более рыхлой и тонкостенной паренхимы происходит на участках между механической и паренхимной тканями по всей толщине перикарпия. По обеим боковым сторонам механического тяжа образуются лизигенные полости — от 2 до 4, чаще всего 3, которые тянутся от

наружной эпидермы перикарпия до наружных эпидермальных клеток спермодермы и с двух сторон окружают механические тяжи.

Спермодерма тонкая, немногослойная, темноокрашенная и часто представлена в виде плотной полосы без заметной дифференциации. Однако иногда на некоторых срезах удается обнаружить темноокрашенные слои более крупных с равномерно утолщенными оболочками клеток наружной и внутренней эпидермы, между которыми расположено 3—5 рядов более тонкостенных, слегка сплюснутых клеток интегументальной паренхимы. Проводящие пучки спермодермы не сохраняются. Остатки эндосперма представлены одним слоем.

При детальном изучении остальных видов выявлены пределы варьирования некоторых анатомических признаков в роде *Ursinia*. Так, например, у *U. speciosa* на поперечном срезе семянки довольно сильно выражена волнистость контура. У *U. anthemoides, U. versicolor* и *U. sericea* паренхима перикарпия более мощная, имеет вид более широкой трапеции. У этих видов в паренхиме число внутренних рядов клеток с лигнифицированными оболочками — брахисклереид — больше (5—6), чем у *U. anethoides*. У *U. sericea* темно окрашены не только брахисклереиды, но и вся паренхима.

Согласно V. Heywood и C. Humphries (1977), триба *Anthemideae* содержит 102 рода. Из них карполого-анатомически изучены 50 родов (Ханджян, 1971, 1983, 1984, 1990; Reitbrecht, 1974; Меликян, Мурадян, 1975; Humphries, 1977, 1979). Фактические данные этих исследователей дают основание заключить, что плоды трибы *Anthemideae* имеют своеобразное макро- и микроморфологическое строение, где сразу же бросается в глаза структурная общность. При наличии заметного варьирования формы семянок *Anthemideae* их макроморфологии присущи характерные черты: семянки продолговатые, в поперечном сечении округлые либо более или менее сжатые в дорсивентральном направлении, ребристые или крылатые, с хорошо развитым коронковидным пленчатым паппусом или без него (включая все промежуточные формы паппуса — ушковидный, лопастной и др.). В анатомическом отношении очевидна общность в строении перикарпия, которая выражается в сходстве формы семянок на поперечном срезе, одинаковых числе и расположении ребер, сходной структуре эпидермы и ее производных (ослизняющиеся клетки, волоски и др.), в одинаковых степени выраженности и расположении механических тяжей, наличии лизигенных полостей.

При сравнении семянок изученных нами 6 видов рода *Ursinia* с семянками ранее изученных представителей трибы *Anthemideae* наряду со сходным строением перикарпия (наличием однородных тканей, однотипной структурой клеток и др.) обнаружены принципиальные различия как в макро-, так и в микроморфологической структуре семянок.

У изученных нами видов *Ursinia* специфический, хорошо развитый паппус, резко отличающийся от коронковидного паппуса у представителей трибы *Anthemideae* (рис. 1). Одна из характерных особенностей *Ursinia* — наличие длинных беловатых волосков в базальной части семянки (представляющих собой, вероятно, совокупность элементов проводящего пучка цветоложа, остающихся при семянке) — также не встречается ни у одного вида из уже изученных родов *Anthemideae*. Более того, семянка видов *Ursinia* целиком покрыта беловатыми чешуями, что также не встречается у семянок трибы *Anthemideae*.

Внутренним строением семянки род *Ursinia* тоже резко отличается от изученных родов *Anthemideae*. По специфическому расположению механических тяжей и трапециевидной форме участков паренхимы в перикарпии, характерных для всех изученных видов *Ursinia*, перикарпий данного рода резко отличается от перикарпия других родов *Anthemideae*. Такое своеобразное расположение основных тканей перикарпия рода *Ursinia* свидетельствует о глубоких различиях, имеющих место также в гистогенезе плодовой оболочки. Судя по структуре зрелых плодов, можно предположить, что различаются и ранние стадии гисто-

генеза отдельных структурных единиц перикарпия. В частности, это касается расположения, формы и числа лизигенных полостей. У всех изученных видов *Ursinia* лизигенные полости в перикарпии имеют одинаковую ориентацию и расположены по всей его толщине. Они занимают пространство между механическим тяжем и паренхимой, протягиваясь от наружной эпидермы перикарпия до эпидермы спермодермы. Однако у всех представителей изученных родов *Anthemideae* полости формируются во внутренних, прилегающих к спермодерме слоях перикарпия, непосредственно под механическим тяжем (1 полость — у родов *Tripleurospermum* Sch. Bip., *Anthemis* L., *Anacyclus* L. и др. или же 2 полости — у родов *Achillea* L., *Hadelia* Heimerl., *Otanthus* Hoffmgg. et Link и др.).

Следующим основным различием мы считаем строение наружных эпидермальных клеток перикарпия *Ursinia*: они крупные, вытянутые в вертикальном направлении, в зрелых семянках хорошо сохраняют свою форму, видимо, благодаря сильно утолщенным темноокрашенным оболочкам (рис. 2). У изученных же родов *Anthemideae* наружные эпидермальные клетки равномерно тонкостенные и покрыты тонким или толстым слоем кутикулы. Чаще всего в зрелых плодах представителей *Anthemideae* вследствие обезвоживания плодов эпидермальные клетки перикарпия теряют свои первичные очертания и приобретают различные формы. Характерной особенностью перикарпия родов трибы *Anthemideae* является также наличие ослизняющихся клеток эпидермы. На поперечном срезе семянок у рода *Ursinia* в отличие от родов *Anthemideae* наблюдается более мощная механическая ткань.

Сходной структурой оболочки плода у видов рода *Ursinia* и представителей родов *Anthemideae* является спермодерма. Общность строения спермодермы у этих таксонов не позволяет использовать ее как разграничивающий признак.

Таким образом, изучение морфолого-анатомического строения плодов 6 видов *Ursinia* свидетельствует о цельности рода, представляющего собой одну естественную группу с определенным типом строения семянки. Эта группа по строению плода резко отличается от изученных до настоящего времени родов трибы *Anthemideae* и, по-видимому, является обособленной. Сравнение результатов карполого-анатомического изучения рода *Ursinia* с известными в литературе и нашими данными о строении семянки родов трибы *Anthemideae* дает основание присоединиться к мнению H. Robinson и R. Brettell (1973) об исключении рода *Ursinia* из состава трибы *Anthemideae.*

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Меликян А. П., Мурадян Л. Г. Основные направления эволюции перикарпия и спермодермы в подтрибе *Chrysantheminae* (*Asteraceae*) // Бот. журн. 1975. Т. 60. № 8. С. 1123—1133. — *Ханджян Н. С.* Сравнительная анатомия плодов некоторых представителей рода *Tripleurospermum* Sch. Bip. // Биол. журн. Армении. 1971. Т. 24. № 9. С. 59—66. — *Ханджян Н. С.* Анатомия семянок некоторых видов рода *Achillea* (*Asteraceae*) // Бот. журн. 1983. Т. 68. № 3. С. 346—351. — *Ханджян Н. С.* Сравнительное морфолого-анатомическое изучение семянок *Handelia* и *Achillea* (*Asteraceae*) // Бот. журн. 1984. Т. 69. № 1. С. 91—94. — *Ханджян Н. С.* Морфолого-анатомическое изучение семянок кавказских видов *Anthemis* (*Asteraceae*) // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 7. С. 978—989. — *Beauverd G.* Contribution à l'étude des Composées // Bull. Soc. Bot. Geneve. 1915. Ser. 2. N 7. P. 21—56. — *Cassini H.* Anthemidées // L. Cuvier. Dictionnaire de sciences naturelles dans lequel on traite méthodiquement de différents êtres de la nature. 2 ed. 1816. Suppl. 2. P. 73—75. — *Cronquist A.* Phylogeny and taxonomy of the *Compositae* // Amer. Midl. Nat. 1975. Vol. 53. P. 478—511. — *De Candolle A. P.* Ordo CII. *Compositae* // Prodr. Syst. Nat. 1836. Vol. 5. P. 4—695. — *Gaertner J.* De fructibus et seminibus plantarum. 1791. Vol. 2 (3). P. 353—504. — *Heywood V. H., Humphries C. J.* *Anthemideae* — Systematic review // The biology and chemistry of the *Compositae*. London; N. Y.; San Francisco, 1977. P. 851—898. — *Humphries C. J.* A new genus of the *Compositae* from North Africa // Bot. Notis. 1977.

Vol. 130. P. 155—161. — *Humphries C. J.* A revision of the genus *Anacyclus* L. (*Compositae*: *Anthemideae*) // Bull. Brit. Mus. (Bot.). 1979. Vol. 7. N 3. P. 1—142. — *Lessing C. F.* Synopsis generum *Compositarum*. Berolini, 1832. P. 1—473. — *Merxmüller H.* Compositen — Studien IV: Die Compositen Gattungen Südwestafricas // Mit. Bot. München. 1954. Bd 1. H. 9-10. S. 357—443. — *Prassler M.* Revision der Gattung *Ursinia* // Mit. Bot. München. 1967. Bd 6. S. 363—478. — *Reitbrecht F.* Fruchtanatomie und Systematik der *Anthemideae* (*Asteraceae*). Wien, 1974. P. 1—156. — *Robinson H., Brettell R. D.* Tribal revisions in the *Asteraceae*. VIII. A new tribe *Ursinieae* // Phytologia. 1973. Vol. 26. N 2. P. 76—85.

Институт ботаники АН Республики Армения
Ереван

Получено 13 XII 1990

УДК 581.19

А. А. Беляев, Н. Н. Беляева

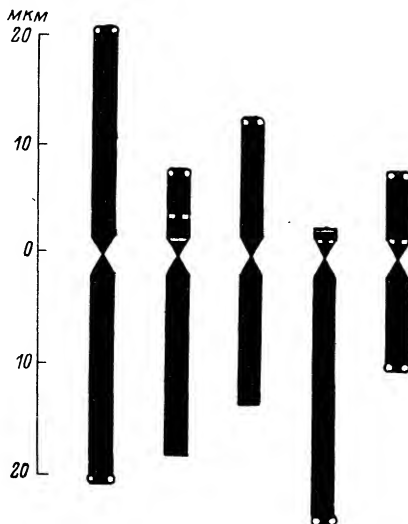
К ВОПРОСУ О НУКЛЕОТИДНОМ СОСТАВЕ ГЕТЕРОХРОМАТИНА У *TRILLIUM CAMSCHATCENSE* (*TRILLIACEAE*)

A. A. BELYAYEV, N. N. BELYAYEVA. ON THE PROBLEM OF NUCLEOTID COMPOSITION OF HETEROCHROMATIN IN *TRILLIUM CAMSCHATCENSE* (*TRILLIACEAE*)

Повторный просмотр препаратов корневой меристемы *Trillium camschatcense*, окрашенных хромомицином A_3, годичной давности позволил обнаружить гетерохроматиновые районы, обогащенные ГЦ-парами нуклеотидов, и районы с нейтральным нуклеотидным составом, чего не наблюдалось на свежих препаратах. Примененные методы позволили выявить неоднородность гетерохроматина.

В предыдущей статье (Беляев, Беляева, 1991) нами обсуждался вопрос о нуклеотидном составе гетерохроматиновых районов хромосом вида *Trillium camschatcense* Ker.-Gawl. Напомним, что эти районы выявлялись с помощью нуклеотидспецифичных красителей Н-33258 и хромомицина A_3 с последующим контрастированием, а также воздействием низких температур. Реакции гетерохроматина с хромомицином A_3 обнаружено не было, а окраска Н-33258 почти полностью совпадала с С дифференциальной исчерченностью. На этом основании был сделан вывод о том, что гетерохроматин вида *T. camschatcense* содержит в основном АТ-пары нуклеотидов.

Одним из условий флуоресценции гетерохроматиновых районов, обогащенных ГЦ-парами оснований, окрашенных хромомицином A_3, является выдержка препаратов в темноте в холодильнике достаточно длительное время. Согласно методике (Schweizer, 1980), препараты просматривались не ранее чем через 14 сут после приготовления. Однако окраски обнаружено не было. Вероятно, при данных условиях окрашивания (включающих в себя не только время и концентрацию, но и качество красителя, а также особенности объекта) этого срока недостаточно для появления характерной флуоресценции ГЦ обогащенного гетерохроматина, поскольку, просматривая те же препараты примерно через год, мы обнаружили четкую картину дифференциальной исчерченности (см. рисунок). Выявились точечные теломер-



Распределение гетерохроматиновых сегментов, обогащенных ГЦ-парами нуклеотидов, в метафазных хромосомах *Trillium camschatcense*.

ные сегменты на плечах 1-й и на длинном плече 4-й хромосом; прицентромерный и точечный сегменты на коротком плече 2-й хромосомы; точечные прицентромерные сегменты на 4-й и 5-й хромосомах. Точечные теломерные сегменты на 2-й, 3-й и 5-й хромосомах, а также теломерный сегмент на коротком плече 4-й хромосомы уже выявлялись нами при помощи АТ-специфичного красителя Н-33258. При окраске хромомицином A_3 эти сегменты также флуоресцировали. Это объясняется тем, что данные гетерохроматиновые районы имеют «нейтральный» нуклеотидный состав: в них АТ- и ГЦ-пар примерно поровну.

Таким образом, описанные в предыдущей статье (Беляев, Беляева, 1991) методы окраски гетерохроматина позволили выявить его неоднородность у *T. camschatcense*, что открывает новые возможности для более детального кариосистематического исследования объекта.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Беляев А. А., Беляева Н.Н. Цитогенетический анализ строения хромосом *Trillium camschatcense* (*Trilliaceae*) // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 6. С. 900—902. — *Shweiser D.* Simultaneous fluorescent staining of *R*-bands and specific heterochromatic regions (DA—DAPI bands) in human chromosomes // Cytogen. Cell Genet. 1980. Vol. 27. P. 190—193.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР
Ленинград

Получено 17 VII 1991

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 582.542.2 (479)

Т. В. Егорова

ОБЗОР РОДОВ *KOBRESIA* И *CAREX* (*CYPERACEAE*) ФЛОРЫ КАВКАЗА

T. V. EGOROVA. SYNOPSIS OF THE GENERA *KOBRESIA* AND *CAREX* (*CYPERACEAE*) IN THE FLORA OF THE CAUCASUS

Приводится комментированный перечень таксонов родов *Kobresia* (3 вида) и *Carex* (103 вида и подвида), отражающий результаты их ревизии во флоре Кавказа. Сообщаются новые данные о видовом составе этих родов, а также по их номенклатуре, типификации и географическом распространении.

В связи с подготовкой коллективного труда «Конспект флоры Кавказа» мной было проведено таксономическое исследование кавказских представителей сем. *Cyperaceae.* В работе использованы обширные материалы гербариев Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) АН СССР (LE), Института ботаники АН Грузии (TBI), Государственного музея Грузии (TGM), Ботанического института АН Армении (ERE), Ботанического института АН Азербайджана (ВАК), а также литературные источники.

Во флоре Кавказа сем. *Cyperaceae* насчитывает, по моим данным, 167 таксонов видового и подвидового рангов, относящихся ко всем 20 известным в СССР родам этого семейства. В настоящей статье изложены основные результаты критического изучения родов *Kobresia* Willd. и *Carex* L., принадлежащих к подсем. *Caricoideae.*[1] Приводится перечень 106 видов и подвидов этих родов с указанием наиболее важных синонимов и географического распространения. Последнее дано по основным ботанико-географическим районам Кавказа в соответствии с районированием, разработанным Ю. Л. Меницким (1986, 1991) для «Конспекта флоры Кавказа». Для видов критических или малоизвестных приводятся номенклатурная цитата, тип и комментарии. В отношении некоторых видов обсуждаются вопросы типификации.

19. *Kobresia* Willd.

1. *K. schoenoides* (C. A. Mey.) Steud. — ЗК, ЦК, ВК, ЗЗ, ЦЗ, ЮЗЗ, ЮЗ.

2. *K. macrolepis* Meinsh. 1901, Тр. Петерб. бот. сада, 18, 3 : 276; В. Креч. 1941, во Фл. Груз. 2 : 365; Егор. 1983, Нов. сист. высш. раст. 20 : 77. — *K. bellardii* auct. non (All.) Degl.: Kük. 1909, in Engler, Pflanzenreich, 38 : 37, quoad pl. cauc.; Серг. 1935, во Фл. СССР, 3 : 109, quoad pl. cauc.; Иванова, 1939, Бот.журн. 24, 5—6 : 486, quoad pl. cauc. — *K. capillifolia* auct. non (Decne.) C. B. Clarke: Иванова, 1939, цит. соч.: 486, quoad pl. cauc. — *Elyna capillifolia* auct. non Decne.: Гроссг. 1940, Фл. Кавк., изд. 2, 2 : 30.

Lectotypus: «Caucasus orient., Tindal, montes Bogos, m. Ansphabala, 1500—1600, 6 VII 1861, Ruprecht» (LE!) — Kreczetovicz in herb.

ЗК, ЦК, ВК, ЗЗ, ВЗ, ЮЗЗ, ЮЗ.

[1] Обзор встречающихся на Кавказе родов остальных подсемейств сем. *Cyperaceae* — *Cyperoideae* и *Rhynchosporoideae* — опубликован мной в ежегоднике «Новости систематики высших растений» (Егорова, 1991).

3. *K. persica* Kük. et Bornm. 1897, Österr. Bot. Zeitschr. 47 : 133, tab. 2. — *K. royleana* (Nees) Boeck. var. *humilis* (C. A. Mey. ex Trautv.) Kük. 1909, in Engler, Pflanzenreich, 38 : 46, p. p., quoad pl. cauc. — *K. humilis* (C. A. Mey. ex Trautv.) Serg. 1935, во Фл. СССР, 3 : 111, p. p., quoad pl. cauc. — *K. simpliciuscula* [2] auct. non (Wahlenb.) Mackenz. : Серг. 1935, во Фл. СССР, 3 : 110, quoad pl. cauc.; Kit Tan, 1985, in Fl. Turk. 9 : 73. — *K. humilis* auct. non (C. A. Mey. ex Trautv.) Serg.: Гроссг. 1940, Фл. Кавк. изд. 2, 2 : 30.

Typus: «Persia austro-orient., Kerman: Kuh-i-Lalesar, in uliginosis alpinis, 3800-4000 m. s. m., 1892—1893, N 4800, Bornmüller» (B).

ЗК, ЦК, ВК, ЦЗ (Юго-Осетия), ВЗ (Карабах), ЮЗЗ (Арагац), Т.

2. *Carex* L.

Подрод 1. *Carex*.

1. *C. pontica* Albov. — ЗК (редко), ЗЗ, ЦЗ (Юго-Осетия: гора Алхашенда).

2. *C. tristis* Bieb. 1819, Fl. Taur.-Cauc. 3 : 615. — *C. sempervirens* Vill. subsp. *tristis* (Bieb.) Kük., 1909, in Engler, Pflanzenreich, 38 : 569, quoad pl. cauc. — *C. meinshauseniana* V. Krecz. во Фл. СССР: 3 : 606, 287; Гроссг. 1940, Фл. Кавк. изд. 2, 2 : 61. — *C. ferruginea* auct. non Scop.: Stev. 1812—1813, Mém. Soc. Nat. Moscou, 4 : 68. — *C. fuliginosa* auct. non Schkuhr: Гроссг. 1928, цит. соч. 1 : 171. — *C. brachystachys* auct. non Schrank: Гроссг. 1949, Опред. раст. Кавк.: 664; Тумаджанов, 1953, Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси), 17 : 147.

Описан с Кавказа («In subalpinis Caucasi orientalis cir[c]a Buduch et in alpe Shahdagh nascitur, Junio florens»). Lectotypus: Восточный Кавказ, гора Шахдаг, «Jucharibasch, [1810, Steven]» (LE!, syntypus H!, photo LE!) — Egorova, h. l.

ЗК, ЦК, ВК, ЗЗ, ЦЗ, ВЗ, ЮЗЗ, ЮЗ.

Вопрос о типификации *C. tristis* нуждается в пояснении. В протологе этого вида (Bieberstein, l. c.) помимо приведенной выше цитаты «locus classicus» имеется ссылка: «*C. ferruginea* Steuen in mem. soc. nat. cur. mosq. 4. p. 68». В работе Х. Х. Стевена («Stirpes rariores in itinere Caucasico A. 1810 lectae C. Steven»), опубликованной в указанном источнике, при названии *C. ferruginea* указаны те же пункты, что и при оригинальном описании *C. tristis*. Из сказанного следует, что описание последней основано на гербарных образцах, собранных Стевеном в 1810 г. и принятых им за *C. ferruginea*. Один из них хранится в LE. На этикетке данного образца рукой Стевена обозначено: «*Carex ferruginea*, Jucharibasch». Здесь же имеется автограф Ф. К. Биберштейна: «*C. tristis* mihi». Пункт сбора этого экземпляра («Jucharibasch») находится, как было показано мной ранее (Егорова, 1985 : 47), в Шахдаге. Следовательно, названный автентик является одним из синтипов *C. tristis*, и я выбираю его здесь в качестве лектотипа. Другой синтип («*Carex ferruginea*, Buduch, 1810 [Steven]») находится в Хельсинки (H, photo LE!). Фотокопия этого образца была любезно прислана Jaakko Nurmi.

C. tristis — одна из наиболее широко распространенных на Кавказе осок. Довольно полиморфный вид, варьирующий по ширине листовых пластинок (от (1.5) 2 до 5 мм), соотношению длины стебля и листьев (они в 2—3 раза короче стебля или почти равные ему), длине ножек (2—5 см) пестичных колосков и количеству цветков в последних, окраске кроющих чешуй (от пурпурно-черных до темно-коричневых), размерам мешочков (4.5—5 (6.5) мм дл.) и их окраске в верхней части (от красновато-коричневой и пурпурно-черной до желтоватой), а также по характеру влагалищ нижних листьев — от цельных до волокнисто

---

[2] Пользуюсь случаем, чтобы придать видовой ранг растениям, описанным мной в качестве подвида *K. simpliciuscula* (Wahlenb.) Mackenz., поскольку они хорошо обособлены от этого вида и между ними и последним не наблюдается переходных форм: ***Kobresia subholarctica*** (Egor.) Egor. comb. et stat. nov. — *K. simpliciuscula* subsp. *subholarctica* Egor. 1983, Нов. сист. высш. раст. 20 : 83 (sphalm. «*subgolarctica*»).

расщепленных. Просмотр массового гербарного материала по *C. tristis* (LE, TBI) показал, что названные признаки присутствуют у ее образцов в разных сочетаниях, но вместе с тем более короткие и широкие листовые пластинки, а также более темно окрашенные кроющие чешуи и мешочки чаще наблюдаются у растений, обитающих на альпийских лугах, а признаки, противоположные названным, — у растений, произрастающих на субальпийских лугах, в кустарниках и субальпийских редколесьях. Более или менее типичные альпийские и субальпийские формы связаны промежуточными вариантами, что можно наблюдать у образцов (LE, TBI) из одних и тех же пунктов сбора (Грузия: Казбеги; Юго-Осетия: Эрмани; Кавказский гос. заповедник — хр. Лагонахи и др.). Габитуально (по ширине листовых пластинок и соотношению длины листьев и стебля) альпийские и субальпийские растения *C. tristis* могут различаться довольно резко, что дало В. И. Кречетовичу основание описать представителей последних в качестве особого вида — *C. meinshauseniana* V. Krecz. l. c. (typus: «Caucasus, inter Wladikawkas et Tiflis, inter Darial et Lars, 14 V 1861, Ruprecht» — LE!). Как свидетельствуют определения Кречетовича (в LE) 1940 г., к *C. meinshauseniana* он относил бóльшую часть материала по *C. tristis*, включая и образцы из locus classicus. Одни из признаков, по которым Кречетович отличал *C. meinshauseniana* от *C. tristis* (более крупные мешочки (6—6.5 мм дл., а не 4.5—5 мм) и длинные (4—5 см, а не 2—3) ножки пестичных колосков), не выдержаны, они в такой же мере свойственны и альпийским растениям, но мешочки 6.5 мм дл. и у *C. meinshauseniana*, и у *C. tristis* очень редки. Еще один признак, отмеченный для *C. meinshauseniana* автором ее описания, — редкоцветковые пестичные колоски — не выражен даже на типовом образце этого вида. Остальные признаки *C. meinshauseniana* — длинные и узкие листья — я не считаю достаточным основанием для того, чтобы придавать растениям с данными особенностями ранг вида, и вслед за Ö. Nilsson (1985) отношу *C. meinshauseniana* к синонимам *C. tristis*. Особи с признаками *C. meinshauseniana* являются, на мой взгляд, экологической формой *C. tristis*.

К *C. brachystachys* Schrank — виду, распространенному от Пиренеев до Южных Карпат, А. А. Гроссгеймом (цит. соч.) и И. И. Тумаджановым (цит. соч.) ошибочно отнесены узколистные образцы *C. tristis*, собранные в 1946 г. Тумаджановым в ЗК («окр. Алибекского ледника в верховьях Теберды» — TBI!) и ЗЗ («Верхняя Сванетия, урочище Бегос-Хлоба» — TBI!).

3. *C. cilicica* Boiss. (=*C. hostiana* auct. non DC.: Барсегян, Егорова, 1969, Биол. журн. Армении, 22, 4 : 75). — ЮЗ (Армения, Азизбековский р-н, Айоцдзорский хр., между поселками Хачик и Гнишек).

На территории СССР известен только по сборам (LE!, ERE!) А. М. Барсегяна 1965 г. (Барсегян, Егорова, 1969; Егорова, 1982). На возможное нахождение *C. cilicica* в Закавказье указывали Кречетович (1935) и Гроссгейм (1940). Представлен здесь типовым подвидом, 2 других подвида эндемичны для Турции (Nilsson, 1985).

4. *C. mucronata* All. — ЦК (? Казбек, ? Алагир).

Этот распространенный в горах Центральной и Южной Европы вид приводился для Казбека под знаком вопроса K. Koch (1848), а также видевшим его образец G. Kükenthal (1909) и рядом последующих авторов, в частности Кречетовичем (1935) и Гроссгеймом (1940, 1949). В Ленинграде (LE) имеются 2 экземпляра этого вида из Алагира, собранные Лаговским (Lagowski), этикетки которого часто недостоверны (см. комментарии к *C. serotina*).

Произрастание *C. mucronata* на Кавказе маловероятно.

5. *C. hirta* L. — Все районы, кроме Т.

6. *C. atherodes* Spreng. (=*C. orthostachys* C. A. Mey.) — ЦЗ (Грузия: Цалка и Черепановское оз.; Армения: Калининский р-н, села Саратовка, Геташен и Киз-кала), ЮЗЗ, ЮЗ (Армения: Разданский р-н, р. Мисхана).

7. *C. lasiocarpa* Ehrh. — ЗП, ЗК, ЦК (Балкария), ЗЗ (Кобулети), ЦЗ, ЮЗ.

8. *C. rostrata* Stokes (=*C. inflata* auct.). — Все районы, кроме ЗП, ВП, СЗЗ и Т.

9. *C. vesicaria* L. — Все районы, кроме СЗЗ.

10. *C. dichroa* (Freyn) V. Krecz. — ЗК, ЦК, ВК (Дагестан, бывш. Гунибский округ, между селами Борушмир и Зобния-шеер), ЗЗ (Абхазия), ЦЗ (Юго-Осетия).

11. *C. acutiformis* Ehrh. — Все районы.

12. *C. riparia* Curt. — Все районы, кроме Т.

13. *C. melanostachya* Bieb. ex Willd. — Все районы.

14. *C. songorica* Kar. et Kir. — ЦК (бассейн верхнего течения р. Терек), ВК, ЮЗ, Т.

15. *C. pseudocyperus* L. — Все районы, кроме ЦК, ВК, СЗЗ, ЮЗЗ.

16. *C. hordeistychos* Vill. — Все районы.

17. *C. secalina* Willd. ex Wahlenb. — ЗП (Сенгилеевское оз. к западу от Ставрополя), ЦК (Железноводск), ЦЗ (окр. Тбилиси), ЮЗ (бассейн оз. Севан).

18. *C. latifrons* V. Krecz. (=*C. latifolia* Boiss., *C. sylvatica* subsp. *latifrons* (V. Krecz.) Ö. Nilsson). — ЗЗ.

19. *C. sylvatica* Huds. — Все районы.

20. *C. hypaneura* V. Krecz. во Фл. СССР, 3 : 621, 424. — *C. sylvatica* auct. non Huds.: Гроссг. 1940, Фл. Кавк., изд. 2, 2 : 62, quoad syn. *C. hypaneura.*

Lectotypus: «Transcaucasia, Abkhasia, distr. Suchum, loco herbosa ad marginem silvae prope monasterium N. Athonense, 10 V 1906, E. Bordzilowski» (LE! cum syntypo!) — Egorova, h. l.

ВК (Азербайджан: Кубинский р-н), ЗЗ, Т.

В протологе *C. hypaneura* указаны 2 образца с одинаковой этикеткой, но разными датами сбора. Один из них здесь выбран в качестве лектотипа.

C. hypaneura — колхидско-гирканский вид, довольно слабо морфологически обособленный от распространенного почти по всему Кавказу *C. sylvatica.* Согласно Кречетовичу, *C. hypaneura* отличается от него более узкими, 3—4 мм шир., листьями (а не 4—8 мм); мешочками 4.5—5 мм дл. (а не 5—6 мм); тонкими, книзу ясными жилками, носиком, спереди глубоко расщепленным, по краям более или менее шероховатым (а не гладким). Заметим, что указание Кречетовича о том, что носики у *C. hypaneura* спереди глубоко расщеплены, не подтверждается на гербарном материале. У обоих видов носики двузубчатые, одинаково расщепленные спереди и сзади. Листовые пластинки у *C. hypaneura* ýже, чем у *C. sylvatica*, хотя представители последней тоже иногда имеют узкие листья. По размерам мешочков оба вида не различаются. Мешочки варьируют у них в пределах от (4.5) 4.7 до 5.5 (6) мм дл. Что касается жилкования мешочков и шероховатости их носиков, то эти признаки не всегда сочетаются друг с другом. Известны образцы, мешочки которых имеют либо жилки, либо шероховатые носики. Кроме того, количество жилок (1—6) и степень шероховатости носиков (от более или менее сильно шероховатых до наличия единичных шипиков) варьируют не только у разных растений, но даже в пределах одного колоска. Это варьирование можно наблюдать и на типовом материале. Кречетович ограничивал распространение *C. hypaneura* Западным Закавказьем. Анализ гербарного материала показал, что растения, идентичные типу *C. hypaneura*, известны, как верно отметил Гроссгейм (1940 : 264), и в Азербайджане — в Кубинском р-не и Талыше. В Западном Закавказье и 2 названных районах Азербайджана встречаются и совершенно типичные образцы *C. sylvatica*, хотя и заметно реже, чем *C. hypaneura*, а также особи, промежуточные по признакам между названными видами. В других местах Кавказа (Ставрополь, Майкоп, Железноводск, Пятигорск, Дербент, Боржоми, Юго-Осетия) наряду с типичными *C. sylvatica* имеются экземпляры, у которых наблюдаются или 1—3 жилки на мешочках, или единичные шипики на носиках. Гроссгейм (1940 : 62, 264) не признал видовой самостоятельности *C. hypaneura*, так как считал, что растения с признаками этого вида не имеют географической изоляции. Следует отметить, что, обсуждая систематическое положение *C. hypaneura*, Гроссгейм основывался только на 2 признаках, ука-

занных для данного вида Кречетовичем, — ширине листовых пластинок и размерах мешочков (эти признаки рассмотрены нами выше) и не упомянул о более существенных — жилковании и шероховатости носиков. *C. hypaneura* действительно не изолирован географически от близкого вида *C. sylvatica*, поскольку, как уже было отмечено, в районах его произрастания встречаются и типичные представители последнего (экология у видов одинаковая). К тому же признаки *C. hypaneura* не являются выдержанными. Тем не менее мы считаем возможным рассматривать растения типа *C. hypaneura* в ранге вида, принимая во внимание то обстоятельство, что они известны только на Кавказе и, возможно, на северо-востоке Турции и не встречаются в других частях ареала *C. sylvatica*. Представляется до некоторой степени вероятным, что между *C. hypaneura* — видом, несомненно, третичным, о чем свидетельствует его современный преимущественно колхидско-гирканский ареал, и более молодым видом *C. sylvatica* происходили в прошлом гибридизационные процессы, обусловившие неконстантность признаков *C. hypaneura* и слабую степень их выраженности (в виде 1—2 жилок на мешочках и 1—2 шипиков на их носиках) у некоторых популяций *C. sylvatica*.

Кариологическое исследование *C. hypaneura* и кавказских представителей *C. sylvatica*, возможно, способствовало бы лучшему пониманию природы *C. hypaneura*.

21. *C. pendula* Huds. — ЗП (Ставрополь и Темнолесская), ЗК, ЦК (Пятигорск: гора Бештау), ВК, СЗЗ (Новороссийск и Геленджикский р-н, гора Папай в верховьях р. Папай — притока Пшады), ЗЗ, ВЗ, ЮЗ (Армения, Кафанский р-н, села Срашен, Шикахох и Нижний Анд), Т.

Для ЮЗ («Кафанский р-н, села Шикахох и Н. Анд» — ERE) недавно был приведен Н. С. Ханджян (1988) по сборам Э. Ц. Габриэлян 1979 г. и Ханджян 1986 и 1987 гг. Эти данные следует дополнить еще одним местонахождением вида в Кафанском р-не («Шикахохский заповедник, с. Срашен, 1962 г., М. Григорян» — ERE!).

22. *C. strigosa* Huds. — ЗЗ (Абхазия), ВЗ (Грузия: окр. г. Лагодехи; Азербайджан: окр. г. Закаталы), Т.

23. *C. cuspidata* Host (=*C. flacca* Schreb. subsp. *serrulata* (Biv.) W. Greuter). — Все районы, кроме ВП, ЮЗЗ и ЮЗ.

24. *C. depauperata* Curt. ex With. — ЗП (окр. Ставрополя), ВК, СЗЗ (Геленджикский р-н, гора Папай в верховьях р. Папай — притока Пшады), ЗЗ (Абхазия: гора Арбыха), ЦЗ (Карталиния), ВЗ, ЮЗ (Армения: Зангезурский хр., р. Цав), Т. (Астаринский р-н).

25. *C. mingrelica* Kük. — ЗК, ЦК, ЗЗ, ЦЗ, ВЗ (Грузия: окр. г. Лагодехи).

26. *C. michelii* Host. — Все районы, кроме Т.

27. *C. brevicollis* DC. — ЗК, ВК (окр. Махачкалы), ЗЗ (Абхазия и Аджария), ЦЗ, ВЗ (Карабах), ЮЗЗ, ЮЗ (Армения: Разданский р-н, р. Мисхана; бассейн Севана).

28. *C. vaginata* Tausch. — ЗП (окр. Ставрополя), ЗК (зап.), ЦК, ВК, ЮЗ (Армения, Мегринский р-н, гора Чкнавор у с. Калер).

Образцы из бассейна Теберды (долина Назлы-кол — TBI!), отнесенные Тумаджановым (1953 : 149) к *C. vaginata*, принадлежат к *C. panicea* L.

29. *C. panicea* L. — ЗП (Ставрополь), ЗК, ЦК, ВК, ЗЗ (Сванетия), ЦЗ, ЮЗЗ, ЮЗ.

Указан Гроссгеймом (1940) также для ВЗ (гора Кяпаз) и Т (Барнасар).

30. *C. depressa* Link subsp. *transsilvanica* (Schur) Egor. (=*C. transsilvanica* Schur, *C. euxina* (Woronow et Marc.) V. Krecz.). ЗП (окр. Ставрополя), ЗК, ВК, ЗЗ, ЦЗ, ВЗ (Грузия: Телави), ЮЗ (юг Армении), Т (окр. Ленкорани).

31. *C. huetiana* Boiss. (=*C. umbrosa* Host subsp. *huetiana* (Boiss.) Soó). — Все районы, кроме ЗП, ВП, СЗЗ и Т.

32. *C. caryophyllea* Latourr. (=*C. verna* Chaix, *C. ruthenica* V. Krecz., *C. scabricuspis* V. Krecz.). — Все районы, кроме ВП и СЗЗ.

33. *C. extensa* Good. — ЗП (побережье Керченского пролива), СЗЗ, ВК (окр. Махачкалы и Каспийска), Т (п-ов Сара).

34. *C. diluta* Bieb. (=*C. karelinii* Meinsh.). — Все районы.

35. *C. distans* L. — ЗП (зап. — р-н Ейска), ВК (южный Дагестан: поселки Каякент и Хосрех), СЗЗ, ВЗ (Азербайджан: Апшеронский п-ов: с. Алты-Агач), ЮЗ (Армения: окр. Еревана и бассейн оз. Севан; Нахичеванская АССР).

Для Азербайджана приводится впервые на основании гербарных образцов, недавно обнаруженных в LE . Из Нахичеванской АССР («Норашенский р-н, с. Ахура» — LE!) известны стерильные гибриды между *C. distans* и *C. diluta*.

36. *C. flava* L. — ЗК (бассейн верхнего течения р. Кубань), ЦК (Эльбрус), ЗЗ (Абхазия: Гагринский хр., гора Арбика).

37. *C. serotina* Mérat. (=*C. oederi* auct. non Retz.).

Известен на Кавказе по 2 гербарным образцам — «Stavropol. gub. Ssablja, Lagowski» и «Ssaganlug, Lagowski» (LE). Тексты этикеток Лаговского по крайней мере на образцах осок[3] не заслуживают доверия, на что указывали Кречетович (1935 : 336) и Гроссгейм (1940 : 262—264). Следует заметить также, что известны три пункта с названием Саганлуг (Ssaganlug). Один из них расположен в западной Грузии (Соганлуги), другой — в Армении, в Даралагезе (Саганлых), а третий — в Турции, о чем может свидетельствовать приведенная Ханджян (1990) цитата типа *Anthemis melanoloma* Trautv. («In montibus Ssaganlug Turciae asiaticae, Lagowski»).

38. *C. halleriana* Asso. — Все районы, кроме ВП, ЗЗ и ЮЗЗ.

39. *C. pediformis* C. A. Mey. — ВК (Дагестан: Леваши), ЮЗ (Армения: бассейн оз. Севан — Шоржа и Артанишский п-ов).

Очень редкий на Кавказе вид, известный только по сборам Ф. Н. Алексеенко 1898 г. из Дагестана (LE!) (Гусейнов, 1988), П. А. Смирнова (1971) и А. К. Сытина 1982 г. из Армении (Шоржа — MW, Артанишский п-ов — LE!).

40. *C. rhizina* Blytt ex Lindblom. — ЗП (Краснодарский край), ВК (Дагестан: бывш. Кюринский у., между селами Дурушта и Хурудж), ЮЗ (Армения: Зангезурский хр., гора Капуджух).

Гербарный образец *C. rhizina* из Краснодарского края (сборы А. И. Шретера — LE!) не содержит данных о конкретном местонахождении. В Дагестане растения этого редкого вида собраны Ф. Н. Алексеенко, в Армении — А. Л. Тахтаджяном и С. К. Черепановым (LE!), а затем А. М. Барсегяном и А. Г. Еленевским (ERE, MOSP).

41. *C. humilis* Leyss. (=*C. buschiorum* V. Krecz. 1940, Тр. Бот. инст. Азерб. фил. АН СССР, 9 : 245; Гроссг. 1940, Фл. Кавк. изд. 2, 2 : 58; он же, 1949, Опред. раст. Кавк.: 663).

Все районы, кроме СЗЗ и Т.

C. buschiorum V. Krecz. l. c. (typus: Кавказ, «Юго-Осетия, левый борт ущелья р. Б. Лиахвы, ниже впадения р. Тли-дон, буковый лес с грабом, елью и лещиной по склонам, 11 VII 1936, № 98, В. И. Кречетович» — LE! cum isotypo) приводился Кречетовичем для западных и центральных районов Кавказа, а также для горного Крыма. По мнению автора описания, *C. buschiorum* отличается от близкого вида *C. humilis* главным образом мешочками, резко 3-гранными (в поперечном сечении), с плоскими сторонами, продолговато обратнояйцевидными, 3.5—4 мм дл., с хорошо выраженным носиком (у *C. humilis,* как считает Кречетович, мешочки выпукло-, почти округлотрехгранные, широко обратнояйцевидные, 2.5—2.8 мм дл., с едва выраженным носиком). Заметим, что форма мешочков в поперечном сечении — важный таксономический признак, и если у *C. buschiorum* они действительно были бы резко 3-гранными, как указывал Кречетович, то его видовая самостоятельность не вызывала бы сомнений. Но, как показало изучение

---

[3] Имеется еще ряд видов рода *Carex*, известных на Кавказе только по сборам названного коллектора.

типовых образцов этого вида, мешочки у них не резко 3-гранные, не с плоскими гранями, а с выпуклыми, как у *C. humilis*. Других экземпляров с более или менее зрелыми мешочками в LE нет. Почти весь гербарный материал (довольно большой), отнесенный Кречетовичем к *C. buschiorum*, собран в вегетативном состоянии. Что касается размеров мешочков, то указанные Кречетовичем различия не существенны (у типа *C. buschiorum* мешочки 3—3.5 мм дл., а у растений *C. humilis* — 2.5—3 мм). По длине носиков мешочков оба вида не различаются. На мой взгляд, *C. buschiorum* — экологическая, лесная форма *C. humilis*, имеющая по сравнению с растениями открытых местообитаний несколько более высокие репродуктивные побеги и более длинные и мягкие листья. Видовой самостоятельности *C. buschiorum* не признавали Л. А. Привалова (1959), П. А. Смирнов (1971), В. Н. Кононов и В. Г. Танфильев (1982), Ö. Nilsson (1985).

42. *C. digitata* L. — Все районы.

Приводим второе известное в Армении («Кафанский р-н, гора Хуступ, 1958, Т. В. Егорова, А. Г. Еленевский» — LE!, MOSP!) местонахождение этого довольно широко распространенного в лесной зоне Кавказа вида. Впервые для Армении вид *C. digitata* был отмечен Смирновым (1971) по сборам из Дилижана (MW).

В Гербарии БИН АН СССР (LE), в кавказском секторе, имеется образец родственного *C. digitata* вида — *C. ornithopoda* Willd., этикетированный как «Ssaganlug, Lagowski». Комментарии по поводу этикеток Лаговского (Lagowski), и в частности названия Саганлуг, даны при обсуждении *C. serotina*. Заметим, что ни Кречетовичем (1935, 1941), ни Гроссгеймом (1940, 1949) вид *C. ornithopoda* для Кавказа не приводился. Во «Флоре Турции» (Nilsson, 1985) этот европейский вид отмечен (возможно, ошибочно) в одном пункте на северо-востоке Турции (Понтийские горы, выше Джимила). На Кавказе нахождение *C. ornithopoda* весьма маловероятно.

43. *C. pallescens* L. (=*C. chalcodeta* V. Krecz.; *C. pallescens* var. *chalcodeta* (V. Krecz.) Ö. Nilsson, 1985, in Fl. Turk. 9 : 134). — Все районы, кроме ЗП и ВП.

Субальпийские образцы *C. pallescens* с более интенсивно окрашенными, чем у растений этого вида, обитающих в лесном поясе гор на лесных лугах, полянах, опушках и в светлых лесах, кроющими чешуями — коричневыми (а не светло-коричневыми, бледно-бурыми и бледно-зелеными) — были описаны Кречетовичем из Грузии как *C. chalcodeta* V. Krecz. Последний приводился им во «Флоре СССР» (Кречетович, 1935) для всего Кавказа наряду с *C. pallescens*. Позднее Кречетович (1941) справедливо синонимизировал описанный им вид с *C. pallescens*. Относительно темная окраска кроющих чешуй у образцов *C. chalcodeta* — несомненно, фенотипический признак, обусловленный более сильной инсоляцией в верхнем поясе гор, чем в среднем, лесном. Видовая самостоятельность *C. chalcodeta* не была признана Гроссгеймом (1940), А. А. Колаковским (1953) и другими кавказскими ботаниками. Выделение субальпийских образцов *C. pallescens* в качестве разновидности — var. *chalcodeta* (V. Krecz) Ö. Nilsson l. c. — представляется мне так же таксономически необоснованным, как и в качестве вида.

44. *C. grioletii* Roem. — ВК (Азербайджан: Кубинский р-н), ЗЗ, ЦЗ (Карталиния — Сурами), Т.

45. *C. tomentosa* L. — Все районы.

46. *C. montana* L. — ЗП (район Ставрополя — оз. Медвежье).

Известен на Кавказе по одному образцу (LE!), собранному Лаговским (Lagowski), этикетки которого бывают недостоверными (см. комментарий к следующему виду и *C. serotina*). На основании данного экземпляра вид *C. montana* указывался и Гроссгеймом (1940).

Из названного выше пункта в LE имеется также собранный Лаговским образец родственного *C. montana* вида — *C. pilulifera* L. Кречетовичем (1935) и Гроссгеймом (1940) этот вид для Кавказа не отмечен.

47. *C. ericetorum* Poll. — ЗП (Ставрополь).

Для указанного пункта (бывш. Ворошиловск) вид приведен Гроссгеймом (1940). Место хранения соответствующего экземпляра неизвестно. Единственный виденный мною гербарный образец *C. ericetorum* с Кавказа (LE!) собран Лаговским (Lagowski) и снабжен двумя этикетками, на которых обозначены Дагестан и Комптур-Кале. Гроссгеймом (1940 : 56, 263) данный образец, как недостоверно этикетированный, не был принят во внимание.

48. *C. alba* Scop. — ЗК, ЦК, ВК, ЦЗ (Юго-Осетия: Эрмани и Эдиси).

49. *C. liparocarpos* Gaud. subsp. *bordzilowskii* (V. Krecz.) Egor. 1972, Нов. сист. высш. раст. 9 : 84. — *C. bordzilowskii* V. Krecz. 1935, во Фл. СССР, 3 : 615, 378. — *C. schkuhrii* Willd. 1805, Sp. Pl. 4 : 264. — *C. nitida* auct. non Host: П. Смирнов, 1971, Науч. докл. высш. школы, Биол. науки, 5 : 61.

Все районы, кроме СЗЗ и ЮЗЗ.

Комбинация в ранге подвида была сделана мной на названии *C. bordzilowskii* V. Krecz. l. c., а не на приоритетном названии *C. schkuhrii* Willd. l. c., вследствие того что только в настоящее время я отождествила первый вид со вторым. G. Kükenthal (1909) и Кречетович (1935) синонимизировали *C. schkuhrii* с *C. supina*. Однако данные о locus classicus вида *C. schkuhrii* («Hab. ad mare Caspicum»), который, основываясь на его оригинальном диагнозе, действительно можно принять за внешне сходный с ним вид *C. supina,* определенно свидетельствуют о том, что название *C. schkuhrii* относится к растениям, соответствующим *C. bordzilowskii,* так как *C. supina* в отличие от последнего на побережье Каспийского моря не встречается.

50. *C. supina* Willd. ex Wahlenb. — Все районы, кроме ЦК, восточной части ВК, СЗЗ и ЗЗ.

Представлен на Кавказе типовым подвидом.

51. *C. capillaris* L. — ЗК, ЦК, ВК, ЗЗ, ЦЗ (Юго-Осетия; сев. Армения: р. Дзорагет — Кечутские горы), ЮЗ (Армения: Кафанский р-н, оз. Капутан).

И. И. Карягиным (1952) *C. capillaris* отмечен для ВЗ (Малый Кавказ). Однако гербарные образцы этого вида из названного района отсутствуют в гербариях БИН АН СССР (LE) и Института ботаники АН АзССР (BAK) (Егорова, Зейналова, 1988), если не считать недостоверно этикетированных сборов Лаговского (Lagowski) 1860 г. из окр. Елисаветполя (Гянджа) (см. также комментарий к *C. serotina*).

52. *C. magellanica* Lam. subsp. *irrigua* (Wahlenb.) Hiit. (=*C. irrigua* (Wahlenb.) Smith ex Hoppe, *C. paupercula* Michx.). — ЗК, ЦК, ЗЗ (Краснодарский край, Сочинский р-н: верховья р. Мзымты; Абхазия), ЦЗ (Грузия).

53. *C. limosa* L. — ЗК, ЦК, ЗЗ, ЦЗ (Грузия).

54. *C. hartmanii* Cajand. (=*C. emasculata* V. Krecz.). — ЗК, ЦК, ЦЗ, ЮЗЗ.

55. *C. buxbaumii* Wahlenb. — ЗК (верховья р. Марухи).

56. *C. caucasica* Stev. (=*C. atrata* L. subsp. *caucasica* (Stev.) Kük.). — ЗК, ЦК, ВК, ЗЗ, ЦЗ, ВЗ, ЮЗ.

57. *C. aterrima* Hoppe subsp. medwedewii (Leskov) Egor. 1985, Нов. сист. высш. раст. 22 : 54. — *C. medwedewii* Leskov, 1931, Журн. русск. бот. общ. 16, 1 : 70, рис. 2; В. Креч. 1935, во Фл. СССР, 3 : 256; Гроссг. 1940, Фл. Кавк., изд. 2, 2 : 52; он же, 1949, Опред. раст. Кавк.: 661. — *C. aequivoca* V. Krecz. 1935, во Фл. СССР, 3 : 600, 257; Гроссг. 1940, цит. соч.: 52; Hooper, 1985, in Fl. Iraq, 8 : 396. — *C. atrata* L. subsp. *aterrima* auct. non (Hoppe) Čelak.: Ö. Nilsson, 1985, in Fl. Turk. 9 : 148. — *C. atrata* subsp. *atrata* sensu Ö. Nilsson, 1985, l. c.: 147.

Typus: «Caucasus occidentalis, distr. Maikop, ad fontes fl. Belaja, in prato subalpino ad mont. Abago, 16 VIII 1929, A. I. Leskov» (LE!).

Все районы, кроме ЗП, ВП и Т.

Вопрос о типификации приводимого таксона нуждается в пояснении. Кречетович (цит. соч.: 256) указывал, что тип *C. medwedewii* Leskov, l. c., находится в Ленинграде (LE). Однако соответствующий ленинградский образец (его этикетка

и определение написаны Кречетовичем) помечен им в 1934 г. как «tautotypus» (т. е. изотип). Тем не менее данный образец следует считать типом (а не изотипом) *C. medwedewii*, так как, во-первых, этот образец был изображен при первоописании рассматриваемого растения, а во-вторых, в Майкопе, где работал А. И. Лесков, типовой материал по данному виду, как любезно сообщил нам М. Д. Алтухов, отсутствует.

Вид *C. aequivoca* V. Krecz. l. c., описанный из ЦЗ (Горийский р-н, гора Цхра-Цхаро), был отождествлен с *C. medwedewii* Кречетовичем, как показывают его определения гербарных образцов, датированные 1941 г.

58. *C. melananthiformis* Litv. — ЗК (верховья Кубани), ЦК (центр.), ВК (юг Дагестана: Рутульский р-н — гора Черная, Ахтынский р-н — горы Базардюзю и Шалбуздаг; Азербайджан: Кубинский р-н).

Из Дагестана этот очень редкий на Кавказе южносибирский вид стал недавно известен благодаря находкам Ш. А. Гусейнова в Рутульском (Гусейнов, 1988), В. М. Примы и А. Сюнякова (сборы 1970 г. — LE!) — в Ахтынском районах.

59. *C. oligantha* Steud. 1855, Syn. Pl. Glum. 2 : 203; В. Креч. 1935, во Фл. СССР, 3 : 269. — *C. alpina* var. γ. Trev. 1852, in Ledeb. Pl. Ross. 4 : 286, p. p. — «*C. parviflora* C. A. Mey.»: Kük. 1909, in Engler, Pflanzenreich, 38 : 386, p. p.; В. Креч. 1935, цит. соч.: 269, pro syn. *C. oligantha*. — *C. parviflora* auct. non Host: C. A. Mey. 1931, Verzeichn. Pfl. Cauc. Casp.: 30.

Описан по гербарным материалам с Кавказа и Байкала. Lectotypus: «In paludibus alpinis Caucasi occidentalis, leg. C. A. Meyer, 1829, 1830, N 189, d. [et.] 13 Julii 1831» (LE! iso. LE!, H, K) — Kreczetovicz in herb.

ЗК (верховья р. Уруп), ЦК, ВК (южный Дагестан), ЮЗЗ, ЮЗ (юг Армении: гора Капутджух).

Nilsson (1985) указывал на то, что в LE хранится голотип *C. oligantha*. В действительности же, как будет показано далее, образец, не совсем точно цитированный им, является лектотипом этого вида. В протологе *C. oligantha* после диагноза имеется ссылка: «*C. pauciflora* C. A. Mey. En. Pl. Cauc. 30. Caucas. Baical.» [эпитет «pauciflora», как верно отметил Кречетович (цит. соч.), приведен автором описания *C. oligantha* ошибочно вместо «*parviflora*»]. Из нее следует, что E. Steudel (l. c.) отнес к *C. oligantha* кавказские растения, собранные К. А. Мейером и приведенные им под названием *C. parviflora* в цитированной выше работе, а также растения с оз. Байкал. (Заметим, что последние были описаны в 1855 г. под названием *C. melanocephala* Turcz.). Кречетович лектотипифицировал *C. oligantha* образцом Мейера.

Kükenthal (1909), Кречетович (1935), а, возможно, также и Steudel (1855) считали, что Мейер описал кавказские растения как новый вид — *C. parviflora* C. A. Mey. Однако Мейер (Meyer, l. c.) отнес их под знаком вопроса к уже описанному виду *C. parviflora* Host. Название *C. parviflora* Host, написанное рукой Мейера и снабженное знаком вопроса, имеется и на гербарном образце, выбранном Кречетовичем в качестве лектотипа *C. oligantha*.

Подрод 2. *Kreczetoviczia* Egor.

60. *C. acuta* L. (=*C. gracilis* Curt., *C. fusco-vaginata* Kük., *C. dichroandra* V. Krecz.). — ЗП (окр. г. Ставрополя), ЗК, ВК (Азербайджан: Кубинский р-н), ЗЗ, ЦЗ, ЮЗЗ, ЮЗ, Т.

C. dichroandra V. Krecz. описанный из Грузии (окр. г. Ахалкалаки), был справедливо отнесен к синониму *C. gracilis* (=*C. acuta*) самим автором его описания (Кречетович, 1941).

61. *C. transcaucasica* Egor. 1988, Нов. сист. высш. раст. 26 : 11. — *C. dacica* auct. non Heuff.: В. Креч. 1935, во Фл. СССР, 3 : 207, p. p., quoad pl. e Cauc. et As. Min. et auct. fl. Cauc. — *C. nigra* (L.) Reichard subsp. *dacica* auct. non (Heuff.) Soó: Ö. Nilsson, 1985, in Fl. Turk. 9 : 153.

Typus: «Сев. Кавказ, Тебердинский заповедник, луг по юго-вост. склону дол. р. Муху, 2000 м над ур. м., 19 VII 1936, № 206, Д. Волгунов» (LE!).

Все районы, кроме ЗП, ВП, СЗЗ и Т.

От *C. dacica* Heuff., к которому прежде относили образцы *C. transcaucasica*, последний отличается главным образом характером корневища и наличием жилок на мешочках. Оба таксона принадлежат к разным группам родства: *C. dacica* рассматривается мною в качестве одного из подвидов *C. bigelowii* Torr. et Schwein.; *C. transcaucasica* обнаруживает близкое родство с *C. nigra* (L.) Reichard (Егорова, цит. соч.).

62. *C. juncella* (Fries) Th. Fries (=*C. wiluica* Meinsh., *C. juncella* subsp. *wiluica*(Meinsh.) Egor.). — ЮЗЗ (Грузия: Месхетия и Джавахетия; Армения: предгорья Джавахетского хр. к востоку от с. Гукасян).

Гроссгеймом (1940) этот вид под названием *C. wiluica* Meinsh. был отмечен для Кавказа по сборам Кречетовича 1937 г. из Джавахетии. Однако нет полной уверенности в принадлежности образцов из этого района и других указанных выше пунктов к *C. juncella*. Не исключено, что данные образцы относятся к *C. transcaucasica*. Названные виды надежно различаются только по строению корневищ: у *C. transcaucasica* они длинные, ползучие, а у *C. juncella* — укороченные, не ползучие. У образцов, принимаемых здесь за *C. juncella*, нет ползучих корневищ, но, возможно, они не были выкопаны при сборе растений. Необходим дополнительный гербарный материал для решения вопроса о произрастании *C. juncella* на Кавказе.

63. *C. elata* All.: a) subsp. *elata* — ВП (Присулакская низменность: болото Бакас), ЗК, ЦК (Алагир), ЗЗ, ЦЗ (сев. Армения), ЮЗЗ, ЮЗ (бассейн оз. Севан: Джан-ахмед); b) subsp. *omskiana* (Meinsh.) Jalas. — указывается Гроссгеймом (1940) для ЗП (Приазовские плавни, Чубурголь) и ЗК (Майкоп).

64. *C. buekii* Wimm. — ЗК (р-н Майкопа; бассейн р. Уруп), ЦК (бассейн р. Терек), ЦЗ (Бакуриани), ВЗ (Азербайджан), ЮЗЗ (Джавахетия: оз. Табисхури).

65. *C. cespitosa* L. — ЗК, ЦК, ВК, ЗЗ (Сохметия), ЦЗ (Бакуриани, Боржоми), ЮЗЗ (Джавахетия), ЮЗ (Армения: бассейн оз. Севан, Шоржа; Азербайджан: гора Кырс).

66. *C. orbicularis* Boott subsp. *kotschyana* (Boiss. et Hohen.) Kukkonen (=*C. kotschyana* Boiss. et Hohen., *C. orbicularis* subsp. *kotschyana* (Boiss. et Hohen.) Egor. comb. superfl.). — ЗК, ЦК, ВК, ЗЗ (Сванетия), ЦЗ (Карталиния), ВЗ, ЮЗЗ (гора Арагац), ЮЗ.

Из северо-восточной Турции (Эрзурум) описана разновидность subsp. *kotschyana* — var. *caucasica* Ö. Nilsson (1985), которая приводится автором описания для Турции и Кавказа наряду с типовой разновидностью var. *kotschyana*. От последней она, согласно Nilsson, отличается главным образом почти прямыми (а не отклоненными от оси колоска), более мелкими, 1.8—2.4 мм дл. (а не 2.1—3 мм), клиновидными (а не округлыми) на верхушке мешочками с довольно выраженным, часто выемчатым носиком (а не очень коротким, до 0.3 мм дл., цельным). Растения с признаками var. *caucasica* действительно встречаются на Кавказе. Они, по моему мнению, занимают промежуточное положение между var. *kotschyana* и *C. transcaucasica* и нуждаются в дальнейшем изучении.

Подрод 3. *Vignea* (Beauv.) Peterm.

67. *C. paniculata* L. — ЗК (верховья р. Кубань: Харзан), ЦК (Кисловодск, Пятигорск).

68. *C. szovitsii* V. Krecz. (=*C. paniculata* subsp. *szovitsii* (V. Krecz.) Ö. Nilsson). — ЗК (верховья рек Цице и Пхии), ЦК (Алагир), СЗЗ (Черкесия), ЗЗ, ЦЗ, ЮЗЗ (Месхетия).

69. *C. appropinquata* Schum. — ЗК, ЦК, ЦЗ (Сомхетия; Лорийское плато), ЮЗЗ (верховья р. Кции).

70. *C. diandra* Schrank. — ЗК, ЦК, ВК, ЗЗ (Аджария), ЦЗ (Грузия: Бакуриани, Сакочави; Армения: Лорийское плато, с. Киз-кала), ЮЗЗ (Молити), ЮЗ (Армения: бассейн оз. Севан; Нахичеванская АССР: оз. Батабад в окр. с. Биченах).

71. *C. vulpina* L. — ЗП (Краснодар, с. Тенгизская, Кущевский и Адыгейский совхозы, с. Круглолесское), ВП (южн. — оз. Большой Киссык), ЦК (Георгиевск), ЦЗ (Боржоми), ЮЗЗ (Ахалкалаки), ЮЗ, Т (п-ов Сара).

Очень редкий во всех районах Кавказа вид. Указание А. И. Галушко (1978) о том, что на Северном Кавказе *C. vulpina* — обычное растение, вероятно, относится к следующему, внешне похожему на него виду. Для ЗП (кроме Краснодара), ЦК и ЦЗ приводится по данным Гроссгейма (1940 : 43), для ВП — по данным Галушко (1974).

72. *C. otrubae* Podp. (=*C. compacta* auct.). — Все районы.

73. *C. divulsa* Stokes. — Все районы.

74. *C. polyphylla* Kar. et Kir. — Все районы.

75. *C. muricata* L. (=*C. cuprina* (Sand. ex Heuff.) Nendtv.). — ЗП (с. Спицевка), ЗК, ЦК (Кисловодск), ВК (Дагестан), ЗЗ (р. Бзыбь и Мингрельский хр.), ЦЗ, ВЗ (Азербайджан: Исмаиллинский р-н, с. Ивановка; район Агдама).

76. *C. contigua* Hoppe (=? *C. spicata* Huds.). — Все районы, кроме ВП.

77. *C. disticha* Huds. (=*C. grossheimii* V. Krecz., *C. disticha* subsp. *grossheimii* (V. Krecz.) Egor.). — ЗП (Ставрополь), ВК (южный Дагестан, Тляратинский р-н, с. Кособ), ЦЗ (редко), ВЗ (Карабах), ЮЗЗ (Джавахетия), ЮЗ (Армения: бассейн оз. Севан; Нахичеванская АССР).

В Дагестане *C. disticha* известен по сборам Гусейнова (1988). Как он верно отметил, Гроссгеймом (1940) для данной территории этот вид приведен ошибочно.

78. *C. colchica* J. Gay. — ЗП, ВП, ВК (Дагестан), СЗЗ, ЗЗ, ВЗ (вост. Азербайджан: р. Пирсагат).

Представлен типовым подвидом.

79. *C. praecox* Schreb. — Все районы, кроме ВК, СЗЗ, ВЗ и Т.

Из Дагестана по недостоверно этикетированным сборам Лаговского (Lagowski) известен родственный *C. praecox* вид *C. brizoides* L., произрастание которого на Кавказе маловероятно (см. также комментарий к *C. serotina*).

80. *C. divisa* Huds. (=*C. coarcta* Boott). — ВП, ЗК (Малый Зеленчук), ВК, СЗЗ, ЗЗ (Кутаиси), ЦЗ, ВЗ, ЮЗ, Т.

81. *C. chordorhiza* Ehrh. — ЗК (истоки р. Рожкоа; перевал Зеленчук — Маруха), ВК (Дагестан, Кулинский р-н).

82. *C. stenophylla* Wahlenb. (=*C. uralensis* C. B. Clarke): a) subsp. *stenophylla*. — ЗП, ВП; b) subsp. *stenophylloides* (V. Krecz.) Egor. (=*C. stenophylloides* V. Krecz., *C. dimorphotheca* Stschegl.; *C. pachystylis* auct. non J. Gay: Гроссг. 1940, Фл. Кавк. изд. 2, 2 : 40, quoad pl. talysch.; Карягин, 1952, во Фл. Азерб. 2 : 64). — ЦК (верховья р. Терек), ЗЗ (Имеретия), ЦЗ, ВЗ, ЮЗЗ (Ахалкалаки и гора Арагац), ЮЗ, Т (между Гельядара и Карабах-юрды).

83. *C. physodes* Bieb. 1809, Mém. Soc. Nat. Moscou, 2 : 104, tab. 7; Литв. 1929, во Фл. юго-вост. европ. ч. СССР, 3 : 287.

Описан с территории между Волгой и Уралом («... recoltée dans les vastes steppes, situées entre le Wolga et l'Oural»). Lectotypus: «*Carex physodes* M. Ad Wolgam lectam. Com. Pallas. a. 1795» (LE!) — Egorova, h. l.

ВП (р. Кума).

Цитированный выше образец обозначен здесь как лектотип на том основании, что, во-первых, это единственный виденный мною автентик *C. physodes*, а во-вторых, указанное на нем местонахождение находится в пределах locus classicus данного вида.

Для ВП этот обитающий на сыпучих и закрепленных песках вид приведен по гербарному образцу, собранному в прошлом веке на р. Куме П. С. Палласом («Pall. ad fluv. Kumam» — LE!). Для этого пункта *C. physodes* была отмечена и Д. И. Литвиновым (цит. соч.) на основании, как он указывал, образца из гербария Ф. Х. Стефана. По всей вероятности, этим образцом является растение Палласа. Заметим, что место сбора рассматриваемого образца может быть и на территории европейской части СССР.

84. *C. pachystylis* J. Gay. — ЮЗЗ (Армения: ж.-д. ст. Арагац и р. Ахурян), ЮЗ (Армения и Нахичеванская АССР), Т (Лерикский р-н, окр. с. Калахан).

В Талыше известен только по сборам Сытина («Талыш, Зувант, окр. с. Калахан, днище седловины, 25 V 1985» — LE!). Гербарный образец («Distr. Zuvant, inter p. Geljadara et custodium Karabach-jurdy, A. Grossheim, C. Gurvicz» — BAK!), на основании которого *C. pachystylis* приведен для Талыша Гроссгеймом (1940, 1949) и Карягиным (1952), принадлежит к *C. stenophylla* subsp. *stenophylloides*.

85. *C. enervis* C. A. Mey. subsp. *acrifolia* (V. Krecz.) Egor. (=*C. acrifolia* V. Krecz., *C. pseudofoetida* Kük. subsp. *acrifolia* (V. Krecz.) Kukkonen). — ЗК, ЦК, ЦЗ, ВЗ (вост. Азербайджан: р. Пирсагат), ЮЗЗ (Армения: гора Арагац), ЮЗ (Армения: бассейн оз. Севан и Зангезурский хр. — р. Сисиан), Т (Талышские горы: Дыман).

86. *C. remota* L. — ЗП (Ставрополь), ЗК (зап.), ЦК, ВК, СЗЗ, ЗЗ, ЦЗ, ВЗ, ЮЗ (Азербайджан: Зангеланский р-н), Т.

87. *C. bohemica* Schreb. (=*C. cyperoides* Murr.). — ЦЗ (Армения: Лорийское плато — Калининский р-н, озера Жанготлич и Цолакилич и Степанованский р-н, оз. Клорлич).

Известен на Кавказе по сборам Барсегяна, хранящимся в ERE! (Барсегян, 1962, 1990; Барсегян, Егорова, 1969).

88. *C. ovalis* Good. (=*C. leporina* auct.). — Все районы, кроме ЗП, ВП, СЗЗ и Т.

89. *C. echinata* Murr. (=*C. stellulata* Good.; *C. muricata* auct. non L.: В. Креч. 1935, во Фл. СССР, 3 : 152; Гроссг. 1940, Фл. Кавк. изд. 2, 2 : 48). — ЗК, ЦК, ВК (окр. Махачкалы: Атлибуюнский перевал), ЗЗ, ЦЗ (Юго-Осетия).

В ВК был недавно собран Гусейновым (1988). В LE имеется образец *C. echinata* (сборы Мейера 1830 г.), на этикетке которого указана Ленкорань, что, несомненно, является следствием ошибки, так как данный вид произрастает только в высокогорных районах Кавказа.

90. *C. elongata* L. — ЗК, ЦК, ЗЗ (Абхазия: Поти).

91. *C. cinerea* Poll. (= *C. canescens* auct.; *C. brunnescens* auct. non (Pers.) Poir. : Гроссг. 1940, Фл. Кавк. изд. 2, 2 : 46, p. p.; Тумаджанов, 1953, Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси), 17 : 152). — Все районы, кроме ЗП, ВП, СЗЗ и Т.

92. *C. brunnescens* (Pers.) Poir. — ЦК (Чегем), ВЗ (вост.: оз. Хала-гель).

Вид приведен по данным Гроссгейма (1940), который указывал его еще для 2 пунктов — ЦК (Бусарчильский пер.) и ЗЗ (Двири). Однако образцы из них (TBI!, TGM!) принадлежат к *C. cinerea*. К этому же виду относятся и растения, собранные Тумаджановым в бассейне р. Теберда (долина р. Назлы-кол — TBI!) и определенные им как *C. brunnescens* (Тумаджанов, 1953). Галушко (1978) считает (но, по-видимому, ошибочно) *C. brunnescens* обычным растением субальпийского и альпийского поясов Северного Кавказа. Я не видела образцов *C. brunnescens* с Кавказа, кроме экземпляра Лаговского («Alager—Armenien» — LE!), этикетки которого, как правило, недостоверны. Сведения о произрастании *C. brunnescens* на Кавказе, по всей вероятности, относятся к внешне похожему на него виду *C. cinerea*.

93. *C. tenuiflora* Wahlenb. — ЗК (верховья Урупа), ЦК (Сукан, Чегем и верховья р. Терек), ВК (Дагестан, Кулинский р-н, с. Кули).

94. *C. heleonastes* Ehrh. — ЗК, ЦК (верховья р. Терек: болото Чефанзар).

Очень редкий на Кавказе вид. Большинство его образцов из ЗК собрано Тумаджановым и хранится в TBI! Гроссгеймом (1940, карта 41) *C. heleonastes* приводился и для Аджарии, но без указания конкретного местонахождения. В работах А. А. Дмитриевой (1960, 1990) нет данных о произрастании вида на этой территории.

Подрод 4. *Psyllophora* (Loisel.) Peterm.

95. *C. phyllostachys* C. A. Mey. — ВК, ЦЗ (Карталиния), ВЗ (Азербайджан, Исмаиллинский р-н, с. Ивановка), ЮЗ (Армения: Зангезурский хр. и р-н Мегри — р. Ваграварчай), Т.

96. *C. microglochin* Wahlenb. — ЗК (верховья р. Кубань), ЦК (Сукан, Чегем и близ перевала Чемарткол), ВК (южный Дагестан; Азербайджан: гора Шахдаг).

В LE имеется образец («Ssaganlug, Lagowski») родственного *C. microglochin* вида — *C. pauciflora* Lightf. Кречетовичем (1935) и Гроссгеймом (1940) последний для Кавказа не приводился. Тексты этикеток Лаговского часто недостоверны, и, кроме того, известны 3 пункта с названием «Ssaganlug» (см. комментарий к *C. serotina*).

97. *C. obtusata* Liljebl. — ЗК (гора Гузерипль и верховья р. Кубань), ЦК (р. Баксан и верховья р. Терек), ВК (Дагестан), ЦЗ (Бакуриани), ЮЗ (Армения: бассейн оз. Севан, с. Ордаклю).

Для ЮЗ приведен по данным Смирнова (1971).

98. *C. rupestris* All. — ЗК (бассейн верхнего течения р. Кубань — верховья р. Кирьян), ВК (Чечено-Ингушская АССР: гора Ацунта).

99. *C. micropodioides* V. Krecz. 1935, во Фл. СССР, 3 : 608, 298; Гроссг. 1940, Фл. Кавк. изд. 2, 2 : 39. — *C. pyrenaica* auct. non Wahlenb.: Kük. 1909, in Engler, Pflanzenreich, 38 : 104, quoad pl. Asiae occid.: Гроссг. 1928, цит. соч. изд. 1, 1 : 158; П. Смирнов, 1971, Науч. докл. высш. школы. Биол. науки, 5 : 62; Ö. Nilsson, 1985, in Fl. Turk. 9 : 86; Ханджян, 1988, Биол. журн. Армении, 41, 9 : 762.

Typus: Зап. Закавказье (Абхазия), «Сочинский округ, бассейн р. Бзыби, пер. Лаптраху, 24 VII 1912, № 8512, № 8514, Ю. Воронов» (LE!).

ЗК, ЦК, ВК, ЗЗ, ЦЗ, ВЗ (Грузия: район Лагодехи, оз. Хала-гёль; Азербайджан: Закатальский р-н), ЮЗ (Армения: Разданский р-н, Памбакский хр., гора Тежлер; Гегамский хр., гора Кызыл-даг).

Этот вид близок к распространенному в Пиренеях, на Балканах и в Южных Карпатах *C. pyrenaica* Wahlenb., к которому он был отнесен указанными выше авторами, а также к амфипацифическому виду *C. micropoda* C. A. Mey. *C. micropodioides* отличается от *C. pyrenaica* продолговато-яйцевидными мешочками (2.5) 2.8—3.1 (3.3) мм дл.,[4] (0.9) 1—1.2 (1.3) мм шир. [длина их больше ширины в (2.2) 2.7—3 раза], с ножками (0.4) 0.5—0.6 (0.8) мм дл. и цветками большей частью с 2-рыльцевыми столбиками. У *C. pyrenaica* мешочки яйцевидно-ланцетовидные, (2.8) 3.3—3.5 мм дл., 0.8—1 мм шир. (длина их больше ширины в 3.5 раза), с ножками до 1 мм дл., а цветки, как правило, с 3 рыльцами. Заметим, что все 49 изученных нами образцов *C. pyrenaica* имеют 3-рыльцевые столбики вопреки данным «Флоры Европы» (Chater, 1980 : 323), где указано, что у этого вида рылец 2 и только иногда 3.

Какой-либо закономерности в распространении растений *C. micropodioides* с 2 и 3 рыльцами установить не удалось. Образцы с 2 рыльцами известны в ЗК (Теберда: бассейн р. Уруп), ВК, ЦЗ, с 3 рыльцами — в ЗК (Кавказский заповедник), ЦК (Балкария) и ЗЗ. Изредка 2—3 рыльца можно наблюдать в пределах одного колоска.

Для ЮЗ (бассейн оз. Севан — Гегамский хр.) *C. micropodioides* впервые была указана Смирновым (1971) на основании его собственных сборов, хранящихся

[4] Длина мешочков указана без размеров ножки.

в MW. Образцы (ERE), собранные Ханджян (цит. соч.) в Памбакском хр., — вторая находка этого вида в названном районе.

100. *C. capitellata* Boiss. et Bal. — Все районы (довольно редко), кроме ЗП, ВП, СЗЗ и Т.

101. *C. capitata* L. — ЦК (Чегем; Сукан; сев. подножье Эльбруса — болота Чумурла; верховья р. Терек — болото Чефанзар).

102. *C. oreophila* C. A. Mey. 1831, Verzeichn. Pfl. Cauc. Casp.: 29.

Описан с Кавказа («178. *C. oreophila* mihi. In regione alpina Caucasi occidentalis et orientalis, in rupestribus (alt. 1300—-1500 hexap.)». L e c t o t y p u s: «In rupestribus alpinis (alt. 9000 ped.) versus montem Elbrus, 11 Julii 1829, Enum. cauc. casp. N 178, C. A. Meyer» (LE!) — Egorova, h. l.

ЗК (верховья р. Кубань, окр. с. Хурзук), ЦК (Эльбрус; верховья р. Малки), ВК, ЗЗ (Клухорский пер.), ЦЗ (Юго-Осетия), ВЗ (Грузия: район Лагодехи; Азербайджан: Карабах), ЮЗЗ (Арагац), ЮЗ.

Экземпляр, обозначенный во «Флоре Турции» (Nilsson, 1985 : 86) как голотип *C. oreophila* («Alp. Caucasi, Schahdagh, 1830, C. A. Meyer, 178»), является одним из 2 известных синтипов этого вида. В качестве лектотипа нами выбран здесь автентичный образец *C. oreophila* с Эльбруса.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алиев Д. А., Дамиров Р. Ш. Новые виды растений из Шахдагского и Базардюзинского горного массива Большого Кавказа // Изучение ресурсов макро- и микрофлоры различных растений Большого Кавказа. Баку: Изд-во Аз. гос. ун-та, 1988. С. 47—54. — *Барсегян А. М.* Новая для флоры Кавказа осока *Carex cyperoides* Murr. // Изв. АН АрмССР. Биол. науки. 1962. Т. 15. № 10. С. 97—98. — *Барсегян А. М.* Дополнения к водно-болотной флоре и растительности Лорийской нагорной равнины // Биол. журн. Армении. 1990. Т. 43. № 3. С. 230—235. — *Барсегян А. М., Егорова Т. В.* Материалы к изучению осок Армении // Биол. журн. Армении. 1969. Т. 22. № 4. С. 75—82. — *Галушко А. И.* К флоре урочища Киссык (Восточное Предкавказье) // Флора и растительность Восточного Кавказа. Орджоникидзе: Изд-во Сев.-Осет. гос. ун-та, 1974. С. 85—98. — *Галушко А. И.* Флора Северного Кавказа. Т. 1. Ростов-на-Дону: Изд-во Ростов. гос. ун-та, 1978. 317 с. — *Гроссгейм А. А.* Флора Кавказа. Т. 2. Баку: ФАН, 1940. 440 с. — *Гроссгейм А. А.* Определитель растений Кавказа. М.: Сов. наука, 1949. 747 с. — *Гусейнов Ш. А.* Новые и редкие для флоры Дагестана виды сем. *Cyperaceae* // Бот. журн. 1988. Т. 73. № 10. С. 1488—1490. — *Дмитриева А. А.* Определитель растений Аджарии. Тбилиси: Изд-во АН ГССР, 1960. 447 с. — *Дмитриева А. А.* Определитель растений Аджарии. 2-е изд. Тбилиси: Мецниереба, 1990. Т. 2. 278 с. — *Егорова Т. В. Осоки СССР. Виды подрода Vignea.* М.; Л.: Наука, 1966. 266 с. — *Егорова Т. В.* Заметка о *Carex cilicica* Boiss. во флоре СССР // Нов. сист. высш. раст. Л.: Наука, 1982. Т. 19. С. 51. — *Егорова Т. В.* Таксономические заметки о видах рода *Carex* L. (*Cyperaceae*) флоры СССР // Нов. сист. высш. раст. Л.: Наука, 1985. Т. 22. С. 46—57. — *Егорова Т. В.* Обзор подсемейств *Cyperoideae* и *Rhynchosporoideae* (*Cyperaceae*) флоры Кавказа // Нов. сист. высш. раст. Л.: Наука, 1991. Т. 28. С. 5—21. — *Егорова Т. В., Зейналова С. А.* Конспект осок (*Carex* L., *Cyperaceae*) флоры Азербайджана // Нов. сист. высш. раст. Л.: Наука, 1988. Т. 25. С. 27—31. — *Карягин И. И.* Род *Carex* L. // Флора Азербайджана. Т. 2. Баку: Изд-во АН АзССР, 1952. С. 10—82. — *Колаковский А. А. Carex pallescens* L. № 3670 // Список растений гербария флоры СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1953. Т. 12. Вып. 71—72. С. 100. — *Кононов В. Н., Танфильев В. Г.* Новые и редкие растения во флоре Ставропольского края // Нов. сист. высш. раст. Л.: Наука, 1982. Т. 19. С. 196—199. — *Кречетович В. И.* Осока — *Carex* L. // Флора СССР. Т. 3. Л.: Изд-во АН СССР, 1935. С. 111—464. — *Кречетович В. И. Carex* L. // Флора Грузии. Т. 2. Тбилиси: Изд-во АН ГССР, 1941. С. 366—419. — *Меницкий Ю. Л.* Обзор видов рода *Thymus* L. (*Lamiaceae*) флоры Кавказа // Нов. сист. высш. раст. Л.: Наука, 1986. Т. 23. С. 117—142. — *Меницкий Ю. Л.* Проект «Конспект флоры Кавказа». Карта районов флоры // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 11. С. 1513—1521. — *Привалова Л. А.* Род *Carex* L. // Л. А. Привалова, Ю. Н. Прокудин. Дополнения к 1 тому «Флоры Крыма»: Тр. Гос. Никитск. бот. сада. 1959. Т. 31. С. 24—35. — *Смирнов П. А.* Об осоках Армении // Науч. докл. высш. школы. Биол. науки. 1971. № 5. С. 59—62. — *Тумаджанов И. И.* Материалы к флоре осок Приэль-

брусского района // Заметки по систематике и географии растений (Тбилиси). 1953. Вып. 17. С. 145—156. — *Ханджян Н. С.* Род *Anthemis* L. (*Asteraceae*) в Южном Закавказье // Нов. сист. высш. раст. Л.: Наука, 1990. Т. 27. С. 152—163. — *Ханджян Н. С.* Материалы к флоре Армении (*Carex* L., *Galeopsis* L.) // Биол. журн. Армении. 1988. Т. 41. № 9. С. 760—766. — *Chater A. O. Carex* L. // Flora Europaea. Vol. 5. Cambridge: Univ. Press, 1980. P. 290—323. — *Koch K.* Beiträge zu einer Flora des Orientes // Linnaea. 1848. Bd 21. S. 609—736. — *Kükenthal G. Cyperaceae—Caricoideae* // A. Engler. Das Pflanzenreich. H. 38. Leipzig: Verlag von W. Engelmann, 1909. 824 S. — *Nilsson Ö. Carex* L. // Flora of Turkey and the East Aegean islands. Edinburgh: Univ. Press, 1985. Vol. 9. P. 73—158.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР
Ленинград

Получено 21 I 1991

УДК 582.893 (479)

Ю. Л. Меницкий

КОНСПЕКТ ВИДОВ СЕМЕЙСТВА *APIACEAE* (*UMBELLIFERAE*) ФЛОРЫ КАВКАЗА

Yu. L. MENITSKY. SYNOPSIS OF THE SPECIES OF THE FAMILY *APIACEAE* (*UMBELLIFERAE*) FROM THE CAUCASUS

Приведен предварительный список дикорастущих и натурализовавшихся видов сем. *Apiaceae* флоры Кавказа.

Предварительный список дикорастущих и натурализовавшихся видов сем. *Apiaceae* приведен с указанием распространения по основным районам, принятым для издания «Конспект флоры Кавказа» (Меницкий, 1986, 1991). Цитация и синонимика приводятся кратко (автор и год), если источник указан во «Флоре СССР» (1950, 1951), «Флоре Кавказа» (Тамамшян, 1967), «Своде...» (Черепанов, 1973), если же источник в них не указан или имеются расхождения, то полностью.

В список литературы включены работы, на основании которых указано расширение ареалов видов.

Автор будет признателен всем, кто пришлет дополнения и замечания, которые будут учтены при составлении окончательного текста «Конспекта».

Subfam. 1. *Hydrocotyloideae* Drude

1. *Hydrocotyle* L.
H. ramiflora Maxim. 1887. — ЗЗ; ЮЗ.
H. ranunculoides L. f. 1781. — *H. natans* Cyril. 1788. — ЗЗ; Т.
H. verticillata Thunb. 1798, Diss. Hydrocot. 2 : 415. — *H. vulgaris* auct. non L.: Гроссг. 1932; Бобр. 1950, quoad pl. cauc.; Тамамш. 1967. — ЗЗ; ЮЗ; Т.

2. *Centella* (L.) Urb.
C. asiatica (L.) Urb. 1879. — *Hydrocotyle asiatica* L. 1753. — ЗЗ.

Subfam. 2. *Saniculoideae* Drude

3. *Sanicula* L.
S. europaea L. 1753. — ЗП; ЗК; ЦК; ВК; СЗЗ; ЗЗ; ЦЗ; ВЗ; ЮЗ; Т.

4. *Astrantia* L.
A. major L. 1753.

A. major subsp. *major*. — *A. major* subsp. *eu-major* Grintz. 1910, Monogr. Astrantia: 88. — ЗК; ЦК.
A. major subsp. *biebersteinii* (Trautv.) Grintz. 1910, l. c. — *A. biebersteinii* Trautv. 1835. — *A. trifida* Hoffm. 1814. — *A. caucasica* Spreng. 1818. — *A. intermedia* Bieb. 1819. — *A. neglecta* C. Koch et Bouche, 1853. — *A. colchica* Albov., 1895. — *A. ossica* Woronow, 1905. — *A. orientalis* Woronow, 1905. — ЗК; ЦК; ВК; ЗЗ; ЦЗ; ВЗ; ЮЗЗ; ЮЗ. Эндемик.

A. maxima Pall. 1793. — *A. helleborifolia* Salisb. 1807. — *A. heterophylla* Willd. 1808. — ЗК; ЦК; ВК; ЗЗ; ЦЗ; ВЗ; ЮЗЗ; ЮЗ.
A. pontica Albov, 1895. — *A. major* var. *pontica* Albov in sched. NN 421, 451, 1894. — ЗК; ЗЗ. Указан для ЦК. Эндемик.

5. *Actinolema* Fenzl
A. macrolema Boiss. 1872. — ЮЗ.

6. *Eryngium* L.
E. giganteum Bieb. 1808. — ЗК; ЦК; ЗЗ; ЦЗ; ВЗ; ЮЗЗ; ЮЗ. Указан для ВК.
E. billardieri Delaroche, 1808, Eryng. Hist.: 25, tab. 2. — *E. noëanum* Boiss. 1856. — *E. nigrimontanum* Boiss. et Buhse, 1860. — *E. orientale* Stapf et Wettst. 1886, Denkschr. Akad. Wiss. Wien, Math.-Nat. Kl. 51 : 47. — *E. sapphirinum* Tamamsch. in sched. — ЦЗ; ВЗ; ЮЗЗ; ЮЗ; Т.
E. campestre L. 1753. — *E. noëanum* auct. non Boiss.: Бобр. 1950. — ЗП; ВП; ЗК; ЦК; ВК; СЗЗ; ЗЗ; ЦЗ; ВЗ; ЮЗЗ.
E. planum L. 1753. — ЗП; ЗК; ЦК; ВК; ЦЗ; ВЗ; ЮЗЗ.
E. caucasicum Trautv. 1871. — *E. caeruleum* Bieb. 1798, non Gilib. 1785. — *E. biebersteinianum* Nevski, 1937. — ЗК; ЦК; ВК; ЗЗ; ЦЗ; ВЗ; ЮЗЗ; ЮЗ; Т. Указан для ВП и всех районов Азербайджана, кроме Нах.
E. maritimum L. 1753. — ЗП; СЗЗ; ЗЗ.
E. wanaturi Woronow, 1918. — *E. woronowii* Bordz. 1934. — ЮЗ.

Subfam. 3. *Apioideae*

Tribus 1. *Echinophoreae* Benth. et Hook. f.

7. *Echinophora* L.
E. orientalis Hedge et Lamond, 1971, Not. Roy. Bot. Gard. Edinb. 31 : 78. — *E. trichophylla* auct. non J. E. Smith: Boiss. 1872; Гроссг. 1932; Шишк. 1950; Тамамш. 1967. — ЮЗЗ; ЮЗ.
E. sibthorpiana Guss. 1832. — *Chrysosciadium sibthorpianum* (Guss.) Tamamsch. 1967, comb. invalid. — *E. tenuifolia* subsp. *sibthorpiana* (Guss.) Tutin, 1967. — ВЗ; ЮЗ.

Tribus 2. *Scandiceae* DC.

8. *Physocaulis* (DC.) Koch.[1]
Ph. nodosus (L.) Koch, 1843. — *Scandix nodosa* L. 1753. — *Chaerophyllum nodosum* (L.) Crantz, 1767. — *Anthriscus nodosa* (L.) Pers. 1805. — *Myrroides nodosa* (L.) Cannon, 1968, nom. illeg. — ВК; СЗЗ; ЦЗ; ВЗ; ЮЗ. Указан для ЗП; ЗК.

9. *Chaerophyllum* L.
Ch. aromaticum L. 1753. — ЗЗ.
Ch. aureum L. 1762. — *Ch. maculatum* Willd. ex DC. 1830. — *Ch. temuloides* Boiss. 1844, Ann. Sci. Nat. Sér. 3, 2 : 64. — ЗП; ВП; ЗК; ЦК; ВК; ЗЗ; ЦЗ; ВЗ; ЮЗЗ; ЮЗ; Т.
Ch. hirsutum L. 1753, Sp. Pl.: 258. — *Ch. cicutaria* Vill. 1787. — Указан для ЗК.

---

[1] Родовой статус весьма сомнителен и принят в силу установившейся в Европе традиции. По-видимому, это — не более чем секция рода *Chaerophyllum* L.; 2-й вид, который следовало бы отнести к этому роду, — *Chaerophyllum procumbens* Lam., обитающий в Северной Америке и не выделенный там в особый род.

Ch. humile Stev. 1819. — *Ch. kiapazi* Woronow ex Schischk. 1950. — ЗК; ЦК; ВК; ЗЗ; ЦЗ; ВЗ; ЮЗЗ. Эндемик.

Ch. roseum Bieb. 1808. — *Ch. millefolium* DC. 1830. — ЗК; ЦК; ВК; ЗЗ; ЦЗ; ВЗ; ЮЗЗ; ЮЗ.

Ch. rubellum Albov, 1895. — ЗК; ЗЗ. Указан для ЦК; ВК.

Ch. astrantiae Boiss. et Ball. 1872. — ЗЗ.

Ch. borodinii Albov. 1894. — ЗК; ЗЗ.

Ch. temulum L. 1753. — ЗП; ЗК; ЦК; ВК; СЗЗ.

Ch. macrospermum (Spreng.) Fisch. et Mey. 1838. — *Scandix macrosperma* Willd. ex Spreng. 1820. — ? *Scandix gilanica* Gmel. 1774, Reise, 3 : 303, tab. 31, N 2, nom. ambig. — *Golenkianthe macrosperma* (Spreng.) K.-Pol. 1915. — *G. gilanica* (Gmel.) K.-Pol. 1920, nom. ambig. — *Chaerophyllum gilanicum* (Gmel.) Grossh. 1932, nom. ambig. — ВЗ; ЮЗЗ; ЮЗ; Т.

Ch. angelicifolium Bieb. 1819. — *Ch. meyeri* Boiss. et Buhse, 1860. — *Ch. lasiolaenum* Boiss. et Bal. 1872. — *Ch. silvicola* Lipsky, 1898. — *Ch. leucolaenum* auct. non Boiss.: Гроссг. 1932. — ЗК; ВК; ЗЗ; ЦЗ; ВЗ; Т. Указан для ЦК.

Ch. confusum Woronow ex Grossh. 1932. — ЦЗ; ЮЗЗ. Указан для ЗК. Эндемик.

Ch. crinitum Boiss. 1844. — *Ch. pauciradiatum* Rech. f. 1952, Symb. Bot. Upsal. 11, 5 : 27. — ЮЗЗ; ЮЗ.

Ch. bulbosum L. 1753. — *Ch. caucasicum* (Hoffm.) Schischk. 1950. — ЗП; ЗК; ЦК; ВК; СЗЗ; ЗЗ; ЦЗ; ВЗ; ЮЗЗ; ЮЗ; Т.

Ch. prescottii DC. 1830. — ЗП; ЦК. Указан для ЗК; ВЗ; ЮЗ.

10. *Grammosciadium* DC.

G. daucoides DC. 1829. — *G. aucheri* Boiss. 1844. — *G. szowitsii* Boiss. 1844. — ВЗ; ЮЗЗ; ЮЗ. Указан для ЗЗ.

G. platycarpum Boiss. et Hausskn. 1872. — *Caropodium platycarpum* (Boiss. et Hausskn.) Schischk. 1923. — ЮЗ.

11. *Anthriscus* Pers.

A. nemorosa (Bieb.) Spreng. 1813. — *Chaerophyllum nemorosum* Bieb. 1808. — *A. sylvestris* var. *nemorosa* (Bieb.) Trautv. 1877. — ЗП; ЗК; ЦК; ВК; СЗЗ; ЗЗ; ЦЗ; ВЗ; ЮЗЗ; ЮЗ; Т. Указан для ВП.

A. sylvestris (L.) Hoffm. 1814. — *Chaerophyllum sylvestre* L. 1753. — *A. lamprocarpa* auct. non Boiss.: Тамамш. 1967. — ЗК; ЦК; ЦЗ. Указан для ЗП; ВК; СЗЗ; ЗЗ; ЮЗ; Т.

A. velutina Somm. et Levier, 1895. — ЗК. Указан для ЗЗ.

Возможно, наиболее характерной особенностью этого вида является невысокий, извилистый под влиянием подвижных осыпей (на которых вид обитает) стебель, а не опушенность листьев. В ЦК (Малк.) на высокогорных осыпях встречаются формы этого вида с неопушенными листьями, обычно определяемые как *A. nemorosa* Bieb.

A. ruprechtii Boiss. 1872. — ЦК; ВК; ЗЗ; ЦЗ.

A. kotschyi Fenzl ex Boiss. et Bal. 1856. — *A. sosnovskyi* Schischk. 1950. — ЗЗ.

A. schmalhausenii (Albov) K.-Pol. 1915. — *Chaerophyllum schmalhausenii* Albov, 1894. — ЗК; ЦК; ВК; ЗЗ; ЦЗ. Эндемик.

A. cerefolium (L.) Hoffm. 1814. — *Scandix cerefolium* L. 1753. — *Anthriscus longirostris* Bertol. 1837. — ЗП; ЗК; ЦК; ВК; ЗЗ; ЦЗ; ВЗ; ЮЗ; Т.

A. caucalis Bieb. 1808. — *Caucalis scandicina* Web. 1780, nom. illeg. — *Anthriscus scandicina* Mansf. 1939. — *Scandix anthriscus* L. 1753. — *Anthriscus vulgaris* Pers. 1805, non Bernh. 1800. — ЗП; СЗЗ; ЗЗ. Указан для ВЗ; ЮЗ.

12. *Scandix* L.

S. pecten-veneris L. 1753. — ЗП; ВК; ЗЗ; ЦЗ; ВЗ; ЮЗ; Т. Указан для ВП; ЗК; ЦК; СЗЗ.

S. persica Mart. 1837. — ЮЗ; Т. Указан для ВЗ.

S. iberica Bieb. 1808. — *S. falcata* auct. non Londes: Bieb. 1808. — ВК; ЦЗ; ВЗ; ЮЗЗ; ЮЗ; Т. Указан для ЗП; ЗК; ЗЗ.

S. stellata Banks et Soland. 1794. — *S. pinnatifida* Vent. 1800. — *S. fedtschenkoana* K.-Pol. 1916. — *Scandicium stellatum* (Banks et Soland.) Thell. 1919. — *Scandix manurkianae* Tamamsch. 1932. — ВК; ЦЗ; ВЗ; ЮЗ; Т.

S. aucheri Boiss. 1844. — *Scandicium aucheri* (Boiss.) Bornm. 1938, Beih. Bot. Centralbl. 58-B: 280 («*Scandicinum*»); Манден. 1941. — ЮЗ.

S. australis L. 1753. — ЗП; ЦК; ВК; СЗЗ; ВЗ. Указан для ЗК.

S. grandiflora L. 1753. — *S. falcata* Lond. 1806. — *S. australis* subsp. *grandiflora* (L.) Thell. 1926, in Hegi, Ill. Fl. Mittel-Eur. 5, 2 : 1035. — СЗЗ. Указан для ЦК; ВК.

13. *Osmorhiza* Rafin.

O. aristata (Thunb.) Rydb. 1000; Makino et Yabe, 1903, comb. superfl. — *Chaerophyllum aristatum* Thunb. 1784. — ЗК.

Tribus 3. *Caucalieae* Koch

14. *Torilis* Adans.

T. japonica (Houtt.) DC. 1830. — *Caucalis japonica* Houtt. 1777. — *Torilis anthriscus* (L.) C. C. Gmel. 1805, non Gaertn. 1788. — *Tordylium anthriscus* L. 1753. — *Torilis persica* Boiss. et Buhse, 1860. — ЗП; ЗК; ЦК; ВК; ЗЗ; ЦЗ; ВЗ; ЮЗЗ; ЮЗ; Т. Указан для ВП; СЗЗ.

T. ucranica Spreng. 1820. — *T. microcarpa* Bess. 1822. — Указан для ЗП; ЦЗ.

T. arvensis (Huds.) Link, 1821. — *Caucalis arvensis* Huds. 1762. — *Torilis infesta* (L.) Clairv. 1811. — *Scandix infesta* L. 1767. — *Caucalis fallax* Boiss. et Bl. 1872, in Boiss. Fl. Or. 2 : 1086. — *Torilis neglecta* auct. non Spreng.: Гроссг. 1932. — ЗП; ЗК; ЦК; ВК; СЗЗ; ЗЗ; ЦЗ; ВЗ; ЮЗЗ; ЮЗ; Т.

T. heterophylla Guss. 1827. — *T. helvetica* var. *pauciradiata* Trautv. 1871. — *T. neglecta* var. *pauciradiata* (Trautv.) Grossh. 1932. — *T. caucasica* Jelenevsky in sched. — ЦК; ВК; ЗЗ; ВЗ; Т. Указан для всех районов Северного Кавказа; ЮЗ.

T. tenella (Delile) Reichenb. f. 1866. — *Caucalis tenella* Delile, 1813. — ВЗ.

T. nodosa (L.) Gaertn. 1788. — *Tordylium nodosum* L. 1753. — ЗП; ВК; СЗЗ; ЗЗ; ЦЗ; ВЗ; ЮЗ; Т.

T. leptophylla (L.) Reichenb. f. 1866. — *Caucalis leptophylla* L. 1753. — *C. xanthotricha* Stev. 1856. — *Torilis xanthotricha* (Stev.) Schischk. 1950. — ВК; СЗЗ; ВЗ; ЮЗ; Т. Указан для ЗП; ЗК; ЦК; ЗЗ.

T. stocksiana (Boiss.) Drude, 1898. — *Caucalis stocksiana* Boiss. 1859. — ВК; ВЗ; ЮЗ; Т.

15. *Astrodaucus* Drude

A. orientalis (L.) Drude, 1898. — *Caucalis orientalis* L. 1753. — *C. pulcherrima* Willd. 1809. — *Daucus pulcherrimus* (Willd.) Koch. — ЗП; ЗК; ЦК; ВК; СЗЗ; ЗЗ; ЦЗ; ВЗ; ЮЗЗ; ЮЗ; Т.

A. persicus (Boiss.) Drude, 1898. — *Daucus persicus* Boiss. 1844. — ВК; ВЗ; ЮЗ; Т.

A. littoralis (Bieb.) Drude, 1898. — *Caucalis littoralis* Bieb. 1808. — *Daucus bessarabicus* DC. 1830. — ВК. Указан для ЗП; ЗК; ЦК; СЗЗ; ЗЗ; Т.

16. *Caucalis* L. — *Orlaya* Hoffm.[2]

---

[2] Линней (1753, Sp. Pl.: 241) отнес к *Caucalis* 3 вида, имеющих отношение к этому роду в современном его понимании (т. е. за исключением видов другой группы, относимых в настоящее время к родам *Torilis* Adans. и *Turgenia* Hoffm.), — *C. grandiflora, C. daucoides* и *C. platycarpos.* Первый из них — тип рода *Orlaya* Hoffm. 1814, два других, считающихся в настоящее время синонимами, имеют по протологу бесспорные признаки последнего рода — наличие плоского плода («platycarpos») и листочков обертки и оберточки. Вид, соответствующий современному пониманию рода *Caucalis* s. str., имеющий вальковатый плод и соцветие без оберток и оберточек, был описан Линнеем в 1767 г. (Syst. ed. 12 : 205) и является поздним омонимом *Caucalis daucoides* L. 1753 — *Orlaya platycarpos* (L.) Koch. Номенклатурные соображения требуют ликвидации рода *Orlaya*, все виды которого были описаны под родовым названием *Caucalis*; к счастью, таксономическое родство этих видов позволяет избежать описания нового рода.

C. platycarpos L. 1753. — *C. daucoides* L. 1753, non L. 1767. — *Orlaya platycarpos* (L.) Koch, 1824. — *O. kochii* Heywood, 1961, Agron. Lusit. 22 : 13. — *O. daucoides* (L.) Greuter, 1967, Boissiera, 13 : 92. — ВК; СЗЗ; ЗЗ; ВЗ; ЮЗ; Т.

C. grandiflora L. 1753. — *Orlaya grandiflora* (L.) Hoffm. 1814. — ЗЗ.

C. lappula (Web.) Grande, 1918. — *Daucus lappula* Web. 1780. — *Caucalis daucoides* L. 1767, non L. 1753. — *C. bischoffii* K.-Pol. 1915. — *C. hordeicarpa* Makaschv. ex Grossh. 1932. — *C. muricata* (Bisch. ex Čelak.) Tichomirov, 1900. — *Caucalis platycarpos* auct. non L.: Cullen, 1972, Fl. Turk. 4 : 526; Манден. 1973, Фл. Армении. 6 : 297; Peev, 1987, Fl. Iran. 162 : 116. — ЗП; ЗК; ЦК; ВК; СЗЗ; ЗЗ; ЦЗ; ВЗ; ЮЗЗ; ЮЗ; Т. Указан для всех районов Предкавказья.

17. *Turgenia* Hoffm.

T. latifolia (L.) Hoffm. 1814. — *Caucalis latifolia* L. 1767. — ЗП; ЗК; ВК; СЗЗ; ЗЗ; ЦЗ; ВЗ; ЮЗЗ; ЮЗ; Т. Указан для ВП.

18. *Lisaea* Boiss.

L. heterocarpa (DC.) Boiss. 1872. — *Turgenia heterocarpa* DC. 1830. — *Lisaea grandiflora* Boiss. 1844. — ЮЗ.

L. papyracea Boiss. 1844. — *L. armena* Schischk. 1947. — *L. syriaca* auct. non Boiss.: Гроссг. 1932. — ЮЗ.

19. *Daucus* L.

D. carota L. 1753. — Все районы.

Tribus 4. *Coriandreae* Koch

20. *Coriandrum* L.

C. sativum L. 1753. — ЗК; ЦК; ВК; ЗЗ; ВЗ; ЮЗ; Т. Указан для ЗП.

21. *Fuernrohria* C. Koch

F. setifolia C. Koch, 1842. — ЦЗ; ЮЗЗ; ЮЗ. Указан для ЦК.

22. *Bifora* Hoffm.

B. testiculata (L.) Spreng. ex Schult. 1820, in Roem. et Schult., Syst. Veg. 6 : 38, 448. — *Coriandrum testiculatum* L. 1753. — *Bifora dicocca* Hoffm. 1816. — ВК; ЮЗ; Т. Указан для ВЗ.

B. radians Bieb. 1819. — *Coriandrum testiculatum* auct. non L.: Bieb. 1808. — ВК; СЗЗ; ВЗ; ЮЗЗ; ЮЗ. Указан для ЗЗ и всех районов Азербайджана.

Tribus 5. *Smyrnieae* Koch

23. *Smyrnium* L.

S. perfoliatum L. 1753. — ЗК; ЦК; ВК; СЗЗ; ЦЗ; ВЗ; ЮЗ. Указан для ЗП; ВП; ЗЗ.

24. *Smyrniopsis* Boiss.

S. aucheri Boiss. 1844. — *S. armena* Schischk. 1947. — ЮЗ.

25. *Physospermum* Cuss.

Ph. cornubiense (L.) DC. 1830. — *Ligusticum cornubiense* L. 1753, Cent. pl. 2 : 13. — *Smyrnium nudicaule* Bieb. 1808. — *Physospermum aquilegifolium* Koch, 1824, Gen. Pl. Umbellif.: 134. — *Ph. nudicaule* (Bieb.) C. A. Mey. 1831. — *Danaa cornubiensis* (L.) Grossh. 1932. — *D. nudicaulis* (Bieb.) Grossh. 1949. — ВП; ЗК; ЦК; ВК; СЗЗ; ЗЗ; ЦЗ; ВЗ; ЮЗЗ; ЮЗ. Указан для ЗП.

26. *Conium* L.

C. maculatum L. 1753. — Все районы.

27. *Eleutherospermum* C. Koch

E. cicutarium (Bieb.) Boiss. 1872. — *Smyrnium cicutarium* Bieb. 1808. — *Physospermum cicutarium* (Bieb.) Spreng. 1813. — *Ligusticum caucasicum* Willd. ex Roem. et Schult. 1820, nom. nud., pro syn. *Physospermo cicutario.* — *Eleutherospermum grandiflorum* C. Koch, 1843. — *E. chrysanthum* Somm. et Levier, 1895. — *Pleurospermum cicutarium* (Bieb.) Drude, 1898. — ЗК; ЦК; ВК; ЗЗ; ЦЗ; ВЗ; ЮЗЗ; ЮЗ; Т.

28. *Trachydium* Lindl.
T. lehmannii (Bunge) Benth. et Hook. f. 1867. — *Eremodaucus lehmannii* Bunge, 1843. — ВЗ.

29. *Lecokia* DC.
L. cretica (Lam.) DC. 1829. — *Cachrys cretica* Lam. 1789. — Т.

30. *Cachrys* L. — *Hippomarathrum* Link, 1821, non Gaertn., Mey. et Schreb. 1799.
C. microcarpos Bieb. 1798. — *C. crispa* Pers. 1805. — *Hippomarathrum crispum* (Pers.) Boiss. 1872. — *H. microcarpum* (Bieb.) Petrov, 1940. — *Bilacunaria microcarpa* (Bieb.) M. Pimen. et Tichomir. 1983, Feddes Repert. 94, 3—4 : 152. — ЗП; ВП; ЦК; ВК; ЦЗ; ВЗ; ЮЗЗ; ЮЗ; Т. Указан для ЗК; СЗЗ.
C. longiloba DC. 1830. — *Hippomarathrum crispum* var. *longilobum* (DC.) C. A. Mey. ex Boiss. 1872. — *H. longilobum* (DC.) B. Fedtsch. ex Grossh. 1949. — ВК; ВЗ; ЮЗ.
C. caspica **(DC.) Menits. comb. nov.** — *Echinophora caspica* DC. 1830, Prodr. 4 : 235. — *Cachrys amplifolia* Ledeb. 1831. — *Hippomarathrum crispum* var. *crassilobum* Boiss. 1844, Ann. Sci. Nat. S*er. 3, 2 : 74. — *H. caspicum* (DC.) Grossh. 1949. — *Bilacunaria caspica* (DC.) M. Pimen. et Tichomir. 1983, Feddes Repert. 94, 3—4 : 152 («*caspia*»). — ВК; ВЗ.

31. *Prangos* Lindl.
P. acaulis (DC.) Bornm. 1935. — *Cachrys acaulis* DC. 1830. — *Prangos szowitsii* Boiss. 1844. — ЮЗ.
P. ferulacea (L.) Lindl. 1825. — *Laserpitium ferulaceum* L. 1762. — *Cachrys alata* Bieb. 1808. — *Prangos foeniculacea* C. A. Mey. 1831. — *P. stenoptera* Boiss. et Buhse, 1860. — *Cachrys ferulacea* (L.) Calest. 1905. — *Prangos alata* (Bieb.) Grossh., non Benth. et Hook. f. ex Drude, 1898. — *P. biebersteinii* Karjag. 1955. — ВК; ЦЗ; ВЗ.
P. arcis-romanae Boiss. et Huet, 1856. — *P. goktschaica* O. et B. Fedtsch. 1901. — *P. meliocarpoides* var. *arcis-romanae* (Boiss. et Huet) Herrnst. et Heyn, 1972, Fl. Turk. 4 : 384. — *Cachrys meliocarpoides* var. *arcis-romanae* (Boiss. et Huet) Herrnst. et Heyn, 1975, Not. Roy. Bot. Gard. Edinb. 33 : 443. — *Prangos meliocarpoides* subsp. *arcis-romanae* (Boiss. et Huet) Herrnst. et Heyn, 1977, Boissiera, 22 : 80. — ЮЗ.
P. uloptera DC. 1830. — *Cachrys uloptera* (DC.) Takht. 1972; Herrnst. et Heyn, 1975, Not. Roy. Bot. Gard. Edinb. 33 : 443, comb. superfl. — ЮЗЗ; ЮЗ; Т.
P. lophoptera Boiss. 1844. — *Cachrys lophoptera* (Boiss.) Takht. 1972. — *Prangos pabularia* auct. non Lindl.: Herrnst. et Heyn, 1977, Boissiera, 26 : 25. — *Cachrys pabularia* Herrnst. et Heyn, 1975, Not. Roy. Bot. Gard. Edinb. 33 : 443, non *Prangos pabularia* Lindl. — ЮЗ.
P. odontalgica (Pall.) Herrnst. et Heyn, 1977, Boissiera, 26 : 66. — *Cachrys odontalgica* Pall. 1776. — ВП; ВК. Указан для ЗП.

Tribus 6. *Hohenackerieae* Calest.

32. *Hohenackeria* Fisch. et Mey.
H. exscapa (Stev.) K.-Pol. 1914. — *Valerianella exscapa* Stev. 1812. — *Fedia acaulis* Stev. 1812. — *Hohenackeria bupleurifolia* Fisch. et Mey. 1835. — ЦЗ; ВЗ; ЮЗ; Т.

33. *Bupleurum* L.

B. rotundifolium L. 1753. — ЗП; ВП; ЗК; ЦК; ВК; СЗЗ; ЗЗ; ЦЗ; ВЗ; ЮЗЗ; ЮЗ; Т.

B. wittmannii Stev. 1856. — *B. rotundifolium* auct. non L.: Boiss. 1872. — ЦЗ; ВЗ.

B. falcatum L. 1753. — *B. rossicum* (K.-Pol.) Woronow, 1931. — *B. occidentale* (K.-Pol.) Manden. 1945. — ЗК; ЦК; ВК; ЮЗЗ; ЮЗ.

B. polyphyllum Ledeb. 1815. — *B. nervosum* Boiss. et Buhse, 1860. — *B. polymorphum* Albov, 1895. — *B. falcatum* subsp. *polyphyllum* (Ledeb.) Wolf, 1910. — *B. oroboides* Sosn. 1938. — ЗК; ЦК; ВК; ЗЗ; ЦЗ; ВЗ; ЮЗЗ; ЮЗ.

B. rischawii Albov, 1894. — *B. rischawianum* Albov, 1895. — *B. abchasicum* Manden. 1937. — *B. vvedenskyi* Manden. 1945. — ЗК; ЗЗ. Эндемик.

B. kozo-poljanskyi Grossh. 1920. — ВК. Эндемик.

B. sosnowskyi Manden. 1937. — *B. falcatum* var. *oblongifolium* Trautv. 1866. — *B. polyphyllum* auct. non Ledeb.: Тамамш. 1967. — *B. falcatum* subsp. *polyphyllum* auct. non Ledeb.: Davis, 1972, Fl. Turk. 4 : 416. — ЦЗ; ЮЗЗ; ЮЗ.

B. exaltatum Bieb. 1798. — *B. linearifolium* DC. 1830. — *B. falcatum* subsp. *cernuum* (Ten.) Arc. 1894, Comp. Fl. Ital. ed. 2 : 590. — *B. falcatum* var. *exaltatum* (Bieb.) Briq. 1897. — *B. falcatum* subsp. *exaltatum* (Bieb.) Wolf, 1910. — *B. baldense* auct. non Host: Bieb. 1808. — ЗП; ЗК; ЦК; ВК; СЗЗ; ЦЗ; ВЗ; ЮЗЗ; ЮЗ; Т.

B. woronowii Manden. 1950. — *B. exaltatum* var. *woronowii* (Manden.) Tamamsch. 1967, comb. invalid. — СЗЗ. Эндемик.

B. persicum Boiss. 1844. — Указан для ЮЗЗ; ЮЗ.

B. nordmannianum Ledeb. 1844. — *B. baldense* var. *oeneum* Boiss. 1872. — *B. falcatum* subsp. *persicum* K.-Pol. 1915, non *B. persicum* Boiss.: Davis, 1972, Fl. Turk. 4 : 418. — ЗК; ЦК; ВК; ЗЗ; ЦЗ; ВЗ; ЮЗ; Т. Указан для ЮЗЗ.

B. subnivale (Galuschko) Galuschko, 1976, Нов. сист. высш. раст. 13 : 254. — *B. exaltatum* var. *subnivale* Galuschko, 1970, Нов. сист. высш. раст. 1969, 6 : 215. — ЦК. Эндемик.

B. gerardii All. 1773. — *B. commutatum* auct. non Boiss. et Bal.: Гроссг. 1932; Тамамш. 1967; Манден. 1973. — ВК; ЦЗ; ВЗ; ЮЗЗ; ЮЗ. Указан для ЗП; ЗК; ЦК.

B. affine Sadl. 1825. — ЦК; ВК; СЗЗ; ЦЗ. Указан для ЗП; ВП.

B. boissieri Post, 1888. — ВК; ЦЗ; Т. Указан для СЗЗ.

B. brachiatum C. Koch, 1872. — ЗП; ЗК; СЗЗ; ЗЗ; ЦЗ. Указан для ВП; ЦК; ВК.

B. pauciradiatum Fenzl ex Boiss. 1872. — ВК; ЦЗ; ВЗ; ЮЗ.

B. asperuloides Heldr. ex Boiss. 1859. — СЗЗ. Указан для ЦК.

B. tenuissimum L. 1753. — *Odontites tenuissima* (L.) Spreng. 1813. — ЗП; ЦК. Указан для ВП; ЗК; ЦЗ; ВЗ; Т.

B. marschallianum C. A. Mey. 1831. — *Odontites gracilis* Bieb. 1819. — *B. gracile* (Bieb.) DC. 1830, non d'Urv. 1822. — ВП; ВК; ЗЗ; ЦЗ; ВЗ; ЮЗ; Т. Указан для ЗП; ЦК; СЗЗ.

B. semicompositum L. 1753. — *B. glaucum* Robill. et Cast. ex DC. 1815. — ВК; ВЗ.

B. sulphureum Boiss. et Bal. 1853. — *B. aenigma* K.-Pol. 1917. — *B. aristatum* auct. non Bertl.: Ledeb. 1844. — ЗЗ.

34. *Trinia* Hoffm.

T. multicaulis (Poir.) Schischk. 1950. — *Pimpinella multicaulis* Poir. 1810. — *T. henningii* Hoffm. 1814. — ВК. Указан для ЗП; ЗК; СЗЗ.

T. kitaibelii Bieb. 1819 — *T. ramosissima* (Trev.) Reichenb. 1832, non Ledeb. 1829. — *Pimpinella ramosissima* Fisch. ex Trev. 1819. — *Trinia ucrainica* Schischk. 1950. — ЗП; ВП; ЦК; ЦЗ. Указан для ВК; СЗЗ; ВЗ; ЮЗ.

T. leiogona (C. A. Mey.) B. Fedtsch. 1915. — *Rumia leiogona* C. A. Mey. 1831. — *Trinia scabra* Boiss. et Noë, 1856. — *T. hispida* subsp. *leiogona* (C. A. Mey.) Fedoronchuk, 1979, Бот. журн. 63, 4 : 613. — *Pimpinella dioica* auct. non L.: Bieb. 1808. — ЗП; ЗК; ЦК; ВК; ЦЗ; ВЗ; ЮЗЗ; ЮЗ; Т. Указан для ВП и всех районов Азербайджана.

T. hispida Hoffm. 1814. — *T. hoffmannii* Bieb. 1819. — ЗП; ВП; ЦК; ВК; СЗЗ.

35. *S z o v i t s i a* Fisch. et Mey.

S. callicarpa Fisch. et Mey. 1835. — ЮЗ.

36. *A p h a n o p l e u r a* Boiss.

A. trachysperma Boiss. 1872. — ЮЗ. Эндемик.

A. zangelanica Goghina et Matzenko, 1975, Бюл. Гл. бот. сада АН СССР. 98 : 56. — Указан для ЮЗ. Эндемик?

37. *F r o r i e p i a* C. Koch

F. subpinnata (Ledeb.) Baill. 1880. — *Bupleurum subpinnatum* Ledeb. 1831. — *Froriepia nuda* C. Koch. 1842. — *Petroselinum segetum* Ledeb. 1844, non Koch. — ВК; ЗЗ; ВЗ; ЮЗ; Т.

38. *C u m i n u m* L.

C. cyminum L. 1753. — Указан для ВЗ; ЮЗ.

39. *A p i u m* L.

A. graveolens L. 1753. — ЗП; ВП; ЗК; ЦК; ВК; СЗЗ; ЗЗ; ЦЗ; ВЗ; Т.

A. leptophyllum (Pers.) F. Muell. 1866. — *Pimpinella leptophylla* Pers. 1805. — *Helosciadium leptophyllum* (Pers.) DC. 1828, Mem. Soc. Phys. Genèv. 4, 1 : 493. — *Apium ammi* (Jacq.) Urb. aggr.: Wolf, 1927, Pflanzenreich, 4, 228 : 53. — ЗЗ.

40. *S i s o n* L.

S. amomum L. 1753. — ЗЗ.

41. *C i c u t a* L.

C. virosa L. 1753. — ЗЗ. Указан для ЗП.

42. *C r y p t o t a e n i a* DC.

C. flahaultii (Woronow) K.-Pol. 1916. — *Lereschia flahaultii* Woronow, 1903. — *Deringa flahaultii* (Woronow) K.-Pol. 1915. — ЗЗ. Эндемик.

43. *A m m i* L.

A. visnaga (L.) Lam. 1778. — *Daucus visnaga* L. 1753. — *Visnaga daucoides* Gaertn. 1778. — ЦК; ВК; ЗЗ; ЦЗ; ВЗ; Т. Указан для ВП; ЮЗ.

44. *F a l c a r i a* Fabr.

F. vulgaris Bernh. 1800. — *Sium falcaria* L. 1753. — *Drepanophyllum sioides* Wibel, 1799, nom. illeg. — *Falcaria rivinii* Host. 1827. — *F. persica* Stapf et Wettst. 1886. — ЗП; ВП; ЗК; ЦК; ВК; СЗЗ; ЦЗ; ВЗ; ЮЗЗ; ЮЗ; Т.

F. falcarioides (Bornm. et H. Wolff) H. Wolff, 1927. — *Pimpinella falcarioides* Bornm. et H. Wolff, 1910, Verz. Zool.-Bot. Ges. Wien, 60 : 177. — *Gongylosciadium falcarioides* (Bornm. et H. Wolff) Rech. f. 1987, Fl. Iran. 162 : 308. — ЮЗ.

45. *C a r u m* L.

C. carvi L. 1753. — *Bunium carvi* (L.) Bieb. 1808. — *Carum rosellum* Woronow, 1933. — ?*C. komarovii* Karjag. 1944, monstr. — ЗК; ЦК; ВК; ЗЗ; ЦЗ; ВЗ; ЮЗЗ; ЮЗ; Т. Указан для ЗП.

C. porphyrocoleon (Freyn et Sint.) Woronow, 1931. — *C. leucocoleum* var. *porphyrocoleon* Freyn et Sint. 1895. — *C. leucocoleon* auct. non Boiss. et Huet: Hedge et Lamond, 1972, Fl. Turk. 4 : 348. — ЗК; ЗЗ; ЦЗ; ЮЗЗ.

C. caucasicum (Bieb.) Boiss. 1872. — *Laserpitium caucasicum* Bieb. 1808. — *Cnidium carvifolium* Bieb. 1819. — ЗК; ЦК; ВК; СЗЗ; ЗЗ; ЦЗ; ВЗ; ЮЗЗ; ЮЗ.

C. meifolium (Bieb.) Boiss. 1872. — *Cnidium meifolium* Bieb. 1819. — *Carum grossheimii* Schischk. 1948. — ЗК; ЦК; ЗЗ; ЦЗ; ЮЗЗ.

C. alpinum (Bieb.) Benth. et Hook. f. 1867. — *Seseli alpinum* Bieb. 1808. — *Lomatocarum alpinum* (Bieb.) Fisch. et Mey. 1840. — *Carum lomatocarum* Boiss. 1872. — *C. colchicum* Lipsky, 1895. — ЗК; ЦК; ВК; ЗЗ; ЦЗ. Эндемик.

46. *Bunium* L.

B. elegans (Fenzl) Freyn, 1892. — *Carum elegans* Fenzl, 1842. — *C. noëanum* Boiss. 1856. — *Bunium noëanum* (Boiss.) Woronow et Grossh. 1932. — *Sympodium simplex* C. Koch, 1842. — *Bunium simplex* (C. Koch) Kljuykov, 1983, Бюл. Моск. о-ва исп. прир. Отд. биол. 88, 4 : 139. — *B. paucifolium* auct. non DC.: Hedge et Lamond, 1972, Fl. Turk. 4 : 343. — ВЗ; ЮЗЗ; ЮЗ.

B. paucifolium DC. 1830. — *Carum elegans* var. *junceum* Boiss. 1872. — *Bunium filipes* Freyn et Conrath, 1895. — ВК; ВЗ; ЮЗ.

B. bourgaei (Boiss.) Freyn et Sint. 1894. — *Carum bourgaei* Boiss. 1872. — *Bunium microcarpum* subsp. *bourgaei* (Boiss.) Hedge et Lamond, 1972, Fl. Turk. 4 : 345. — *B. ferulaceum* auct. non Smith: Гроссг. 1932; Тамамш. 1967. — ЗК; ЦК; СЗЗ; ЦЗ; ЗЗ; ВЗ; ЮЗЗ; ЮЗ.

B. scabrellum Korov. 1950; Гроссг. 1949, nom. nud. — Т. Эндемик?

B. cylindricum (Boiss. et Hohen.) Freyn, 1892. — *Carum cylindricum* Boiss. et Hohen. 1849. — ЮЗ.

47. *Eleosticta* Fenzl

E. glaucescens (DC.) Boiss. 1849. — *Bunium glaucescens* DC. 1830. — *Scaligeria glaucescens* (DC.) Boiss. 1872. — ЦЗ; ЮЗЗ; ЮЗ.

E. lutea (Hoffm.) Kljuykov, M. Pimen. et V. Tichomirov, 1978, Бюл. Моск. о-ва исп. прир. Отд. биол. 83, 6 : 105. — *Bunium luteum* Hoffm. 1814. — *Muretia lutea* (Hoffm.) Boiss. 1844. — *M. tanaicensis* Boiss. 1844. — ЗП. Указан для ВП.

48. *Chamaesciadium* C. A. Mey.

Ch. acaule (Bieb.) Boiss. 1872. — *Bunium acaule* Bieb. 1808. — *Chamaesciadium flavescens* C. A. Mey. 1831. — ЗК; ЦК; ВК; ЗЗ; ЦЗ; ВЗ; ЮЗЗ; ЮЗ.

49. *Pimpinella* L.

P. saxifraga L. 1753. — *P. major* auct. non (L.) Huds.: Гроссг. 1932; Тамамш. 1967. — *P. magna* auct. non L.: Boiss. 1872. — ЗП; ЗК; ЦК; ВК; ЗЗ; ЦЗ; ВЗ; ЮЗЗ; ЮЗ.

P. rhodantha Boiss. 1860. — *P. dissecta* Bieb. 1808, non Retz. 1783. — *P. magna* var. *rosea* Stev. ex DC. 1830. — ЗК; ЦК; ВК; ЗЗ; ЦЗ; ВЗ; ЮЗЗ; ЮЗ.

P. peucedanifolia Fisch. ex Ledeb. 1844. — *P. quercetorum* Woronow, 1933. — ВЗ; ЮЗЗ; ЮЗ.

P. anthriscoides Boiss. 1872. — *P. cervariaefolia* Freyn et Sint. 1895. — ЦЗ; ЮЗ; Т. Указан для ВЗ.

P. squamosa Karjag. 1936. — *P. nudicaulis* auct. non Trautv.: Гроссг. 1932; Шишк. 1950; Тамамш. 1967; Matthews, 1972; Манден. 1973. — ЮЗ. Эндемик?

P. tragium Vill. aggr.

P. confusa Woronow, 1933. — *P. caucasica* Schischk. ex Grossh. 1949, nom. invalid. — ?*P. tragium* subsp. *lithophila* (Schischk) Tutin, 1968. — ВК; СЗЗ; ЦЗ; ВЗ; ЮЗЗ; ЮЗ. Указан для ЗП; ВЗ.

P. grossheimii Schischk. 1950. — Т.

P. idae Takht. 1940. — *P. daghestanica* Schischk. 1950. — ВК; СЗЗ; ЗЗ; ВЗ. Эндемик.

P. pseudotragium DC. 1830. — *P. tragium* var. *pseudotragium* (DC.) Boiss. 1872. — *P. tragium* subsp. *pseudotragium* (DC.) Matthews, 1972. — ЮЗ.

P. titanophila Woronow, 1931. — ЗП.

P. aromatica Bieb. 1808. — *P. schatilensis* Otschiauri, 1965, Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси) 27 : 7. — *P. armena* auct. non Schischk. 1950. — ВК; ЦЗ; ВЗ; ЮЗЗ; ЮЗ. Эндемик.

P. affinis Ledeb. 1844. — *P. reuteriana* Boiss. 1849. — *P. peregrina* auct. non L.: Гроссг. 1932. — ЦК; ВК; СЗЗ; ЗЗ; ЦЗ; ВЗ; ЮЗ; Т.

P. puberula (DC.) Boiss. 1844. — *Psychotis puberula* DC. 1830. — ЮЗ.

P. aurea DC. 1830. — *P. flava* C. A. Mey. 1831. — *Reutera cervariaefolia* Boiss. 1844. — *R. flava* (C. A. Mey.) Boiss. 1844. — *R. aurea* (DC.) Boiss. 1872. — ЮЗЗ; ЮЗ; Т.

P. tripartita Kalenicz. 1845. — *P. rotundifolia* Bieb. 1808, non Scop. 1772. — *Scaligeria rotundifolia* Boiss. 1872. — *Albovia tripartita* (Kalenicz.) Schischk. 1950. — *Scaligeria tripartita* (Kalenicz.) Tamamsch. 1967. — ЗП; ЗК; ЦК; ВК; СЗЗ; ЗЗ; ЦЗ; ВЗ; ЮЗЗ; ЮЗ; Т.

50. *Aegopodium* L.

A. podagraria L. 1753. — ЗК; ЦК; ЗЗ; ЦЗ; ЮЗЗ. Указан для ЗП; ВК.

51. *Sium* L.

S. sisarum L. 1753. — *S. lancifolium* Bieb. 1819, non Schrank, 1789. — *S. sisaroideum* DC. 1830. — ЗП; ВП; ЗК; ЦК; ВК; СЗЗ; ЦЗ; ВЗ; ЮЗЗ; ЮЗ; Т.

S. latifolium L. 1753. — *S. lancifolium* Schrank, 1789. — ЗП; ВП; ЗК; ВК; ЗЗ. Указан для ЦК.

S. erectum Huds. 1762. — *S. angustifolium* L. 1763. — *Berula erecta* (Huds.) Caville, 1893. — *B. angustifolia* (L.) Mert. et Koch, 1826. — *Siella erecta* (Huds.) M. Pimen. 1978, Бот. журн. 63, 12 : 1746. — *Berula orientalis* Woronow, 1931. — *Sium orientale* (Woronow) Soó, 1965. — ЗП; ВП; ЦК; ВК; ЗЗ; ЦЗ; ВЗ; ЮЗЗ; ЮЗ; Т. Указан для ЗК; СЗЗ.

52. *Crithmum* L.

C. maritimum L. 1753. — СЗЗ; ЗЗ.

53. *Seseli* L.

S. alexeenkoi Lipsky, 1902. — ВК. Эндемик.

S. leptocladum Woronow, 1933. — *S. sedae* Takht. 1940. — ЮЗ. Эндемик.

S. dichotomum Bieb. 1808. — Указан для ЦК.

S. rupicola Woronow, 1905. — ЗЗ. Эндемик.

S. cuneifolium Bieb. 1798. — ВК; ВЗ. Эндемик.

S. ponticum Lipsky, 1898. — СЗЗ. Указан для ЗК; ЗЗ. Эндемик.

S. petraeum Bieb. 1808. — *S. floribundum* Somm. et Levier, 1895. — ЗК; ЦК; ВК; ЗЗ.

S. peucedanoides (Bieb.) K.-Pol. 1915. — *Bunium peucedanoides* Bieb. 1808. — *Silaus carvifolius* C. A. Mey. 1831. — *S. peucedanoides* (Bieb.) Boiss. 1872, non (Kunth) DC. 1830. — ЗП; ЗК; ЦК; ВК; ЗЗ; ЦЗ; ВЗ; ЮЗЗ; ЮЗ; Т.

S. varium Trev. 1818. — ЗК; ЦК; ВК. Указан для ЗП; ВП.

S. grandivittatum (Somm. et Levier) Schischk. 1918. — *S. varium* var. *grandivittatum* Somm. et Levier, 1900. — *S. varium* subsp. *grandivittatum* (Somm. et Levier) Soó. 1965. — ЦК; ЦЗ; ВЗ; ЮЗЗ; ЮЗ.

S. tortuosum L. aggr.

S. arenarium Bieb. 1819. — Указан для ЗП; ВП; ЗК; ЦК.

S. campestre Bess. 1822. — *S. devenyense* auct. non Simonk.: Гроссг. 1932. — ЗП; ВК. Указан для ВП; ЗК; ЦК; СЗЗ.

S. tortuosum L. 1753. — *S. pauciradiatum* Schischk. 1950. — ЗП; ВП; ЗК; ЦК; ВК; СЗЗ; ЦЗ; ВЗ.

S. foliosum (Somm. et Levier) Mand. 1941. — *Silaus foliosus* Somm. et Levier, 1895. — *Silaum foliosum* (Somm. et Levier) Grossh. 1932. — ЗЗ.

S. libanotis (L.) Koch, 1824. — *Athamanta libanotis* L. 1753. — *Libanotis montana* Crantz, 1767. — *L. transcaucasica* Schischk. 1950. — *Seseli transcaucasica* (Schischk.) M. Pimen. 1975, Бот. журн. 60, 8 : 1119. — ЗП; ЗК; ЦК; ВК; СЗЗ; ЗЗ; ЦЗ; ВЗ; ЮЗЗ; ЮЗ; Т.

54. *Oenanthe* L.

O. aquatica (L.) Poir. 1796. — *Phellandrium aquaticum* L. 1753. — *Oenanthe phellandrium* Lam. 1778. — ЗП; ВП; ЦК; ВК; Т.

O. fistulosa L. 1753. — Т.

O. abchasica Schischk. 1950. — ЗЗ. Эндемик.

O. silaifolia Bieb. 1819. — *O. longifoliolata* Schischk. 1950. — *O. lachenalii* auct. non Gmel.: Гроссг. 1932. — ЗП; ЗК; СЗЗ; ЗЗ; ВЗ; ЮЗ; Т.

O. pimpinelloides L. 1753. — ЗЗ. Указан для ЗП; ЗК; СЗЗ; Т.

O. sophiae Schischk. 1950. — *O. ferulacea* Kotschy et Boiss. 1872, non Thunb. 1794. — *O. armena* (C. Koch) Lipsky in sched. — *Ferula armena* C. Koch. 1842, non DC. 1830. — ЗЗ; ЮЗ.

55. *Aethusa* L.

A. cynapium L. 1753. — ЗП; ЗК; ЦК; ВК; СЗЗ; ЗЗ; ЦЗ; ВЗ; ЮЗЗ; ЮЗ; Т.

56. *Foeniculum* Mill.

F. vulgare Mill. 1768. — *Anethum foeniculum* L. 1753. — *Foeniculum officinale* All. 1785. — ВК; ЗЗ; ВЗ; Т. Указан для ЮЗ.

57. *Silaum* Mill.

S. alpestre (L.) Thell. 1926. — *Peucedanum alpestre* L. 1753. — *Silaus alpestris* (L.) Boiss. 1872. — *S. besseri* DC. 1830. — *Silaum besseri* (DC.) Grossh. 1930. — *Peucedanum silaus* auct. non L.: Bieb. 1808. — Указан для ЗП; ВП; ЦК.

58. *Cnidium* Guss.

C. pauciradiatum Somm. et Levier, 1895 («*pauciradium*»). — ?*C. affine* C. A. Mey. 1849, sec. Шишк. 1953, Бот. мат. (Ленинград) 15 : 409. — *Carum saxicolum* Albov, 1895. — *Seseli saxicolum* (Albov) M. Pimen. 1979, Нов. сист. высш. раст. 1978, 15 : 200. — *Ligusticum pauciradiatum* (Somm. et Levier) K.-Pol. 1915. — *Selinum pauciradiatum* (Somm. et Levier) Leute, 1970, Ann. Naturh. Mus. (Wien) 74 : 509. — *Cnidium mandenovae* Gagnidze, 1981, Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси) 37 : 26. — ЗЗ. Указан для ЗК; ЦК; ЦЗ.

C. grossheimii Manden. 1950. — *C. pauciradiatum* var. *grossheimii* (Manden.) Tamamsch. 1967, comb. invalid. — *Cnidiocarpa grossheimii* (Manden.) M. Pimen. 1983, Бот. журн. 68, 1 : 88. — ЗЗ; ЦЗ; ЮЗЗ. Эндемик.

Вид производит впечатление гибрида *Ligusticum alatum* × *L. physospermifolium*, но имеет 1 каналец в ложбинке, в связи с чем он должен формально относиться к роду *Cnidium*.

59. *Ligusticum* L.

L. arafoe Albov, 1894. — *Arafoe aromatica* M. Pimen. et Lavrova, 1989, Бот. журн. 74, 1 : 102. — ЗК; ЗЗ. Эндемик.

L. alatum (Bieb.) Spreng. 1813. — *Athamanta alata* Bieb. 1808. — *Cnidium myrrhifolium* Bieb. 1819. — *Macrosciadium alatum* (Bieb.) Tichomirov et Lavrova, 1988, Бюл. Моск. о-ва исп. прир. Отд. биол. 93, 6 : 63. — ЗК; ЦК; ВК; ЗЗ; ЦЗ; ВЗ; ЮЗ.

L. physospermifolium Albov, 1895. — *Macrosciadium physospermifolium* (Albov) Tichomirov et Lavrova, 1988, Бюл. Моск. о-ва исп. прир. Отд. биол. 93, 6 : 64. — ЗК; ЦК; ЗЗ; ЦЗ; ЮЗЗ. Эндемик.

L. lazicum (Boiss. et Bal.) Menits. comb. nov. — *Eleutherospermum lazicum* Boiss. et Bal. 1872, in Boiss. Fl. Or. 2 : 924. — *E. rubellum* E. Busch, 1931. — *Pleurospermum lazicum* (Boiss. et Bal.) Drude, 1898. — *Tamamschania lazica* (Boiss. et Bal.) M. Pimen. et Kljuyk. 1981, Бот. журн. 56, 10 : 1491. — ЗК; ЦК; ЗЗ; ЦЗ; ВЗ.

L. caucasicum Somm. et Levier, 1895. — ЗК; ЗЗ. Эндемик.

Tribus 8. *Peucedaneae* DC.

60. *Angelica* L.

A. sylvestris L. 1753. — *A. pachyptera* Avé-Lall. 1842. — ЗК; ЦК; СЗЗ; ЗЗ; ЮЗ.

A purpurascens (Avé-Lall.) Gilli, 1939. — *Xanthogalum purpurascens* Avé-Lall. 1841. — *Angelica dura* C. Koch, 1842. — *Tommasinia szovitsii* Boiss. 1844. — *T. kotschyi* Boiss. 1844. — *T. purpurascens* (Avé-Lall.) Boiss. 1872. — ЗК; ЦК; ВК; ЗЗ; ЦЗ; ВЗ; ЮЗЗ; ЮЗ.

A. tatianae Bordz. 1934. — *Xanthogalum tatianae* (Bordz.) Schischk. 1951. — ЗК; ЗЗ; ВЗ; ЮЗ. Указан для ЦК; ЦЗ. Эндемик.

A. sachokiana (Karjag.) M. Pimen. et V. Tichomirov, 1981, Черепанов, Сосудист. раст. СССР: 14. — *Xanthogalum sachokianum* Karjag. 1946. — *Xanthogalum caucasicum* Karjag. in sched. — ВК; ВЗ. Эндемик.

A. adjarica M. Pimen. 1967. — ЗЗ. Эндемик?

A. archangelica L. 1753. — *A. officinalis* Moench, 1794, nom. illeg. — *Archangelica officinalis* Hoffm. 1814. — Указан для ЗК; ЦК.

A. palustris (Bess.) Hoffm. 1814. — *Imperatoria palustris* Bess. 1809. — *Ostericum pratense* Hoffm. 1816. — *O. palustre* (Bess.) Bess. 1822. — *Angelica pratensis* Bieb. ex Fisch. 1812, nom. nud.; ex Spreng. 1818. — Указан для ЗК; ЦК.

61. *Agasyllis* Spreng.

A. latifolia (Bieb.) Boiss. 1872. — *Cachrys latifolia* Bieb. 1808. — *Agasyllis caucasica* Spreng. 1813. — *Chymsydia agasylloides* var. *colchica* Albov, 1895. — *Ch. colchica* (Albov) Woronow, 1932. — ЗК; ЦК; ВК; СЗЗ; ЗЗ; ЦЗ; ЮЗЗ; ЮЗ. Указан для ВЗ.

62. *Chymsydia* Albov

Ch. agasylloides (Albov) Albov, 1895. — *Selinum agasylloides* Albov, 1894. — ЗЗ. Эндемик.

63. *Johrenia* DC.

J. paucijuga (DC.) Bornm. 1910. — *Ferula paucijuga* DC. 1830. — *Johrenia candollei* Boiss. 1844. — *J. persica* Boiss. 1844. — ЮЗЗ; ЮЗ.

64. *Eriosynaphe* DC.

E. longifolia (Spreng.) DC. 1829. — *Ferula longifolia* Spreng. 1813. — ЦК. Указан для ЗП; ВП.

65. *Ferula* L.

F. oopoda (Boiss. et Buhse) Boiss. 1872. — *Peucedanum oopodum* Boiss. et Buhse, 1860. — ЮЗ.

F. rigidula DC. 1830. — *F. laeta* Woronow. 1933. — ЮЗ; Т. Указан для ВЗ.

F. calcarea M. Pimen. 1980, Бюл. Гл. бот. сада АН СССР. 117 : 29. — ВК. Эндемик.

F. orientalis L. 1753. — *Peucedanum orientale* (L.) Boiss. 1844. — ЮЗЗ; ЮЗ. Указан для ВЗ.

F. tatarica Fisch. ex Spreng. 1813. — *F. longifolia* Spreng. 1818. — ЗП; ВК. Указан для ВП.

F. caspica Bieb. 1808. — *F. caucasica* Korov. 1947. — ВП; ВЗ. Указан для ЗП; ВК.

F. persica Willd. 1797. — ВЗ; ЮЗ.

F. szowitsiana DC. 1830. — ЮЗ.

F. euxina M. Pimen. — ЗЗ.

66. *Ferulago* Koch

F. campestris (Bess.) Grec. 1898. — *Ferula campestris* Bess. 1822. — *Ferulago daghestanica* Schischk. 1946. — *Ferula nodiflora* auct. non L.: Bieb. 1808. — *Ferulago galbanifera* auct. non (Mill.) Koch: Boiss. 1872; Гроссг. 1932; Peşmen, 1972, Fl. Turk. 4 : 455. — ЗП; ВП; ЗК; ЦК; ВК; СЗЗ; ВЗ.

F. setifolia C. Koch, 1842. — *F. pauciflora* C. Koch, 1842. — *F. oxyptera* Boiss. 1844. — *Lophosciadium setifolium* (C. Koch) C. Koch, 1847. — ЦЗ; ЮЗЗ; ЮЗ. Указан для ВЗ.

67. *Dorema* D. Don

D. glabra Fisch. et Mey. 1835. — ЮЗ.

68. *Opopanax* Koch

O. hispidus (Friv.) Griseb. 1843. — *Ferula hispida* Friv. 1835. — *Pastinaca opopanax* L. 1753. — *P. hispida* (Friv.) Fenzl, 1843. — *Opopanax orientalis* Boiss. 1844. — ЦЗ; ЮЗЗ.

O. persicus Boiss. 1849. — *O. armeniacus* Bordz. 1932. — ЮЗЗ; ЮЗ.

69. *Cymbocarpum* DC. ex C. A. Mey.

C. anethoides DC. ex C. A. Mey. 1831; DC. 1830, nom. provis. — *Anethum cymbocarpum* DC. 1830. — *A. erythraeum* DC. 1830. — *Cymbocarpum erythraeum* (DC.) Boiss. 1872. — ВЗ; ЮЗЗ; ЮЗ; Т.

70. *Palimbia* Bess.[3]

P. salsa (L. f.) Bess. 1820. — *Sison salsum* L. f. 1781. — *Peucedanum redivivum* Pall. 1783. — *P. salsum* (L. f.) Steud. 1841. — *Palimbia rediviva* (Pall.) Thell. 1926. — ЗП.

71. *Peucedanum* L.

P. ruthenicum Bieb. 1808. — *P. luxurians* Tamamsch. 1951. — *P. officinale* auct. non L.: Гроссг. 1932. — ЗП; ЗК; ЦК; ВК; СЗЗ; ЗЗ; ЦЗ; ВЗ; ЮЗЗ; ЮЗ.

P. calcareum Albov, 1895. — *P. longifolium* auct. non Waldst. et Kit.: Chamberlain, 1972, Fl. Turk. 4 : 475. — ЗК; СЗЗ; ЗЗ; ЦЗ. Указан для ЗК.

P. tauricum Bieb. 1808. — *P. ruthenicum* var. *tauricum* (Bieb.) DC. 1830. — ЦК; СЗЗ. Указан для ЗП; ЗК; ВП.

P. adae Woronow, 1905. — СЗЗ; ЗЗ; ЦЗ. Указан для ЗК; ЦК. Эндемик.

P. paucifolium Ledeb. 1844. — *Ferula seseloides* C. A. Mey. 1831, non *Peucedanum seseloides* Turcz. 1838. — *Johrenia meyeri* Boiss. 1844, nom illeg. superfl. — *Peucedanum meyeri* Boiss. 1872. — *Johreniopsis seseloides* (C. A. Mey.) M. Pimen. 1987, Fl. Iran. 162 : 455. — ВК; ЦЗ; ВЗ; ЮЗЗ; ЮЗ; Т.

P. carvifolia Vill. 1779. — *Selinum podolicum* Bess. 1809. — *Oreoselinum podolicum* (Bess.) Bieb. 1819. — *Peucedanum chabraei* (Jarq.) Reichenb. ex Moessl. 1827. — *P. podolicum* (Bess.) Eichw. 1830. — *P. alpigenum* Boiss. 1872. — ЗП; ЗК. Указан для ЦК.

P. pschavicum Boiss. 1872. — ЗК; ЦК; ВК; ЦЗ. Указан для ЗП.

P. cervaria (L.) Lapeyr. 1813. — *Selinum cervaria* L. 1753. — *Cervaria rivinii* Gaertn. 1788. — Указан для ЦК (указание сомнительно).

P. cervariifolium C. A. Mey. 1831. — *Cervaria cervariifolia* (C. A Mey.) M. Pimen. 1987, Fl. Iran. 162 : 452. — Т.

P. aegopodioides (Boiss.) Vandas, 1888. — *Physospermum aegopodioides* Boiss. 1872. — *Cervaria aegopodioides* (Boiss.) M. Pimen. 1982, Вестн. МГУ. Сер. биол. 16, 4 : 37. — ЗК; ЗЗ.

P. oreoselinum (L.) Moench, 1794. — *Athamanta oreoselinum* L. 1753. — *Selinum oreoselinum* (L.) Bieb. 1808. — *Oreoselinum legitimum* Bieb. 1819. — ЗК. Указан для ЦК.

P. latifolium (Bieb.) DC. 1830. — *Selinum latifolium* Bieb. 1808. — *Oreoselinum latifolium* (Bieb.) Bieb. 1819. — *Cervaria latifolia* (Bieb.) Andrz. ex Trautv. 1889. — *Peucedanum macrophyllum* Schischk. 1951. — ВП. Указан для ЗП; ЗК; ЗЗ.

P. alsaticum L. 1762. — *P. lubimenkoanum* Kotov, 1938. — *Xanthoselinum alsaticum* (L.) Schur, 1866. — ЗП; ВП; ЗК; ЦК; ВК; СЗЗ; ЗЗ.

P. zedelmeyerianum Manden. 1945. — ЮЗ.

P. caucasicum (Bieb.) C. Koch, 1842. — *Selinum caucasicum* Bieb. 1808. — *Imperatoria caucasica* (Bieb.) Spreng. 1813. — *Oreoselinum caucasicum* (Bieb.) Bieb. 1819. — *Levisticum caucasicum* Lipsky, 1898. — *Cervaria caucasica* (Bieb.) M. Pimen. 1987, Fl. Iran. 162 : 453. — ЗК; ЦК; СЗЗ; ЗЗ; ЦЗ; ВЗ; ЮЗЗ; ЮЗ; Т. Указан для ВК.

P. pauciradiatum Tamamsch. 1936. — *P. albostriatum* Karjag. 1940. — *Zeravschania pauciradiata* (Tamamsch.) M. Pimen. 1987, Fl. Iran. 162 : 459. — ЮЗ.

---

[3] Родовая самостоятельность сомнительна; скорее всего, это секция *Peucedanum* L.

72. *Laser* Borkh.

L. trilobum (L.) Borkh. 1795. — *Laserpitium trilobum* L. 1753. — ЗП; ЗК; ЦК; ВК; СЗЗ; ЗЗ; ЦЗ; ВЗ; ЮЗЗ; ЮЗ; Т.

73. *Pastinaca* L.

P. armena Fisch. et Mey. ex Hohen. 1833. — *P. pimpinellifolia* var. alpina Bieb. 1808. — *Malabaila hispidula* Boiss. et Bal. 1872. — ЗК; ЦК; ВК; ЗЗ; ЦЗ; ВЗ; ЮЗЗ: ЮЗ.

P. aurantiaca (Albov) Kolak. 1948. — *Malabaila aurantiaca* Albov, 1895. — *Pastinaca chrysantha* (Albov) K.-Pol. 1915. — ЗЗ. Указан для ЗК. Эндемик.

P. pimpinellifolia Bieb. 1798. — *Malabaila pimpinellifolia* (Bieb.) Hoffm. 1814. — *Pastinaca intermedia* Fisch. et Mey. ex Boiss. 1872. — ЗП; ВП; ЗК; ЦК; ВК; СЗЗ; ЦЗ; ВЗ; ЮЗ. Указан для ЗЗ; Т.

P. sylvestris Mill. 1768. — *P. sativa* subsp. *sylvestris* (Mill.) Rouy et Camus, 1901. — ЗП. Указан для ВП; ЗК; ЦК; ВК; ЗЗ.

P. umbrosa Stev. ex DC. 1830. — *P. teretiuscula* Boiss. 1872. — *P. sativa* subsp. *urens* (Req. ex Godron.) Čelak. 1875, Prodr. Fl. Böhm.: 574. — *P. sativa* subsp. *umbrosa* (Stev. ex DC.) O.N. Korovina, 1978, Бюл. ВИР. 81 : 37. — ЦК; ЗЗ; ЦЗ; ВЗ; ЮЗЗ. Указан для ВК; Т.

P. glandulosa Boiss. et Hausskn. 1872. — ЮЗ.

74. *Symphyoloma* C. A. Mey.

S. graveolens C. A. Mey. 1831. — ЦК; ВК; ЗЗ; ВЗ. Эндемик.

75. *Heracleum* L.

H. sibiricum L. 1753. — ЗП; ЗК; ЦК; ВК; СЗЗ.

H. asperum (Hoffm.) Bieb. 1819. — *Sphondylium asperum* Hoffm. 1814. — *Heracleum umbonatum* Boiss. 1872. — ЗК; ЦК; ВК; ЗЗ; ЦЗ; ВЗ. Эндемик.

H. ponticum (Lipsky) Schischk. ex Grossh. 1932. — *H. cyclocarpum* var. *ponticum* Lipsky, 1895. — *H. sphondylium* var. *caucasicum* Somm. et Levier, 1900. — *H. mandenoviae* Satzyperova, 1977, Бот. журн. 62, 8 : 1166. — ЗК; ЗЗ. Эндемик.

H. cyclocarpum C. Koch, 1842. — *H. palmatifidum* Fisch. et Avé-Lall. 1843. — *H. sphondylium* subsp. *cyclocarpum* (C. Koch) Davis, 1972, Fl. Turk. 4 : 491. — *H. pollinianum* auct. non Bertol: Гроссг. 1932; Тамамш. 1967. — ЗЗ; ЦЗ; ЮЗЗ.

H. aconitifolium Woronow, 1933. — ЗК; ЗЗ. Эндемик.

H. freynianum Somm. et Levier, 1895. — *H. calcareum* Albov, 1895. — *H. colchicum* Lipsky, 1898. — ЗК; ЦК; ЗЗ; ЦЗ. Эндемик.

H. egrissicum Gagnidze, 1981, Сообщ. АН ГССР, 101, 1 : 117. — ЗЗ. Эндемик.

H. osseticum Manden. 1938. — ЦК; ЗЗ; ЦЗ. Эндемик.

H. mantegazzianum Somm. et Levier, 1895. — *H. grossheimii* Manden. 1950. — *H. circassicum* Manden. 1970. — ЗП; ЗК; ВК; СЗЗ; ЗЗ. Указан для ЦК. Эндемик.

H. sosnowskyi Manden. 1944. — *H. wilhelmsii* auct. non Fisch. et Avé-Lall.: Тамамш. 1967. — ЗК; ЦК; ВК; ЗЗ; ЦЗ; ВЗ; ЮЗЗ.

H. trachyloma Fisch. et Mey. 1834. — *H. pubescens* var. *trachyloma* (Fisch. et Mey.) Boiss. 1872. — *H. idae* Kulieva, 1975, Нов. сист. высш. раст.: 246. — ВЗ; ЮЗЗ; ЮЗ; Т.

H. wilhelmsii Fisch. et Avé-Lall. 1840. — *H. pubescens* var. *wilhelmsii* (Fisch. et Avé-Lall.) Boiss. 1872. — ЦЗ; ВЗ; ЮЗЗ. Эндемик.

H. sommieri Manden. 1950. — *H. pubescens* var. *glabratum* Somm. et Levier, 1900. — ЗЗ. Указан для ЦК; ВК. Эндемик.

H. scabrum Albov, 1895. — ЗК; ЗЗ. Эндемик.

H. leskovii Grossh. 1932 («*strelkovii*»). — *H. nanum* Satzyperova, 1978, Бот. журн. 63, 9 : 1312. — ЗК; ЦК; ВК; ЗЗ; ЦЗ. Эндемик.

H. stevenii Manden. 1950. — ? *Sphondyllium villosum* Hoffm. 1814, nom. ambig. — СЗЗ.

H. grandiflorum Stev. ex Bieb. 1819. — ?*H. caspicum* DC. 1830. — *H. incanum* Radde, 1901, non Boiss. et Huet. — ВК; ВЗ. Эндемик.

H. antasiaticum Manden. 1950. — ?*H. villosum* Fisch. ex Spreng. 1820, nom. ambig. — ЦЗ; ВЗ; ЮЗЗ; ЮЗ. Указан для ЗЗ.

H. chorodanum (Hoffm.) DC. 1830. — *Wendia chorodanum* Hoffm. 1814. — *Heracleum longiflorum* auct. non Jacq.: Bieb. 1808. — ЗК; ЦК; ВК; ЦЗ; ВЗ; ЮЗЗ; ЮЗ. Указан для ЗП. Эндемик.

H. pastinacifolium C. Koch, 1842. — *H. sisianense* Boiss. et Buhse, 1860. — *Wendia pastinacaefolia* (C. Koch) Grossh. 1932. — *W. brevivittata* (Ledeb.) Grossh. 1932. — ЦЗ; ВЗ; ЮЗЗ; ЮЗ.

H. transcaucasicum Manden. 1950. — *H. pastinacifolium* subsp. *transcaucasicum* (Manden.) Davis, 1972, Fl. Turk. 1972, 4 : 496. — *H. pastinacifolium* auct. non C. Koch: Бордз. 1915; Тамамш. 1967. — *Wendia pastinacaefolia* Grossh. 1932, excl. typo. — ЦЗ; ЮЗЗ; ЮЗ.

H. roseum Stev. 1812. — *H. chorodanum* auct. non (Hoffm.) DC.: Boiss. 1872. — *Wendia chorodanum* auct. non Hoffm.: Bieb. 1819; Гроссг. 1932. — ЦК; ВК; ЗЗ; ЦЗ; ВЗ. Указан для ЗК. Эндемик.

H. schelkovnikovii Woronow, 1913. — *Wendia schelkovnikovii* (Woronow) Grossh. 1932. — *W. hymenocoleon* Woronow ex Grossh. 1932. — ВЗ; ЮЗ. Эндемик.

H albovii Manden. 1950. — *H. incanum* var. *lazicum* Boiss. 1872. — *Wendia incana* var. *lazica* (Boiss.) Grossh. 1932. — *Heracleum pastinacifolium* subsp. *incanum* (Boiss. et Huet) Davis, 1972, Fl. Turk. 4 : 496. — ЗЗ; ЦЗ.

H. apiifolium Boiss. 1844. — *H. pachyrhizum* Somm. et Levier, 1895. — ЗК; ЗЗ.

76. *Stenotaenia* Boiss.

S. daralaghezica (Takht.) Schischk. 1949. — *Heracleum daralaghezicum* Takht. 1940. — *Pentataenium daralaghezicum* (Takht.) Tamamsch. 1942. — *P. macrocarpum* Tamamsch. 1967, non *Stenotaenia macrocarpa* Freyn, 1892. — ЮЗ. Эндемик.

77. *Malabaila* Hoffm.

M. sulcata C. Koch ex Boiss. 1872. — ЦЗ; ВЗ. Указан для ВК; СЗЗ; ЮЗ.

M. dasyantha (C. Koch) Grossh. 1949. — *Pastinaca dasyantha* C. Koch, 1842. — *Malabaila pimpinellifolia* var. *dasyantha* (C. Koch) Boiss. — ЦЗ; ВЗ; ЮЗЗ; ЮЗ.

M. graveolens (Spreng.) Hoffm. 1814. — *Heracleum graveolens* Spreng. 1813. — *Pastinaca graveolens* Bieb. 1808, non Bernh. 1800. — *Heracleum clausii* Ledeb. 1844. — ЗП; ВП; ЗК; ВК; СЗЗ; ЗЗ. Указан для ЦК.

78. *Zosima* Hoffm.

Z. absinthifolia (Vent.) Link, 1821. — *Heracleum absinthifolium* Vent. 1803. — *Zosima orientalis* Hoffm. 1814, nom illeg. superfl. — ЗК; ЦК; ВК; ЦЗ; ВЗ; ЮЗЗ; ЮЗ; Т.

79. *Tordylium* L.

T. maximum L. 1753. — ЗП; ЗК; ЦК; ВК; СЗЗ; ЗЗ; ЦЗ; ВЗ; ЮЗ; Т.

T. komarovii Manden. 1940. — *Trigonosciadium komarovii* (Manden.) Tamamsch. 1967. — *Mandenovia komarovii* (Manden.) Alava, 1973, Not. Roy. Bot. Gard. Edinb. 32, 2 : 191. — ЦК; ВК. Эндемик.

Tribus 9. *Laserpitieae* Drude

80. *Polylophium* Boiss.

P. panjutinii Manden. et Schischk. 1948. — ЗЗ. Эндемик.

81. *Laserpitium* L.

L. hispidum Bieb. 1808. — ЗК; ЦК; ВК; СЗЗ; ЗЗ; ЦЗ; ВЗ. Указан для ВП.

L. stevenii Fisch. et Trautv. 1837. — *L. dauciforme* Schmalh. et Akinf. 1892. — *L. platyspermum* Somm. et Levier, 1895. — ЗК; ЗЗ. Эндемик.

L. affine Ledeb. 1844. — *L. leucolaenum* Boiss. et Bal. 1872. — ЗЗ; ЮЗЗ.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Вернандер Т. Б. Растительный покров Бештаугорского лесопарка // Уч. зап. МГУ. 1946. Вып. 97. С. 99—214. — *Виноградова В. М. Apium leptophyllum* (Pers.) F. Muell. — новое для СССР адвентивное растение // Бот. журн. 1964. Т. 49. № 9. С. 1345—1346. — *Виноградова В. М. Grammosciadium* DC. — эндемичный переднеазиатский род (*Umbelliferae*) // Бот. журн. 1970. Т. 55. № 1. С. 54—60. — *Виноградова В. М.* О *Bupleurum gerardii* All. (*Apiaceae*) в СССР // Нов. сист. высш. раст. 1977. Т. 14. С. 184—187. — *Галушко А. И.* Флора Северного Кавказа. Ростов-на-Дону: Изд-во Ростовск. гос. ун-та, 1980. Т. 2. 328 с. — *Гроссгейм А. А.* Флора Кавказа. 1-е изд. Тифлис; Эривань: Народный комиссариат земледелия ССР Армении, 1932. Т. 3. 405 с. — *Дмитриева А. А.* Определитель растений Аджарии. 2-е изд. Тбилиси: Мецниереба, 1990. Т. 1. 328 с. — *Караваев М. Н., Губанов И. А., Шведчикова Н. К.* Аутентичные образцы новых видов Ф. Биберштейна, хранящиеся в гербарии Московского университета (MW) // Нов. сист. высш. раст. 1977. Т. 14. С. 256—267. — *Клюйков Е. В.* Номенклатура и систематика крымско-кавказских видов рода *Bunium* L. (*Umbelliferae—Apiaceae*) // Бюл. Моск. о-ва исп. прир. Отд. биол. 1983. Т. 88. Вып. 4. С. 134—142. — *Колмаков С. Г.* Новые данные по флоре Ставропольской губернии 1917—1925 // Изв. Гл. бот. сада СССР. Т. 27. Вып. 2. С. 146—160. — *Линчевский И. А.* Володушка — *Bupleurum* L. // Флора СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1950. Т. 16. С. 275—349. — *Манденова И. П.* Кавказские виды рода *Heracleum* L. Тбилиси: Мецниереба, 1950. 104 с. — *Манденова И. П.* Монография рода *Zosima* Hoffm. // Тр. Тбил. бот. ин-та. 1953. Т. 15. С. 149—165. — *Манденова И. П.* Материалы по систематике трибы *Pastinaceae* Koso-Pol. emend. Manden. (*Umbelliferae—Apioideae*) // Тр. ин-та бот. АН ГССР. 1959. Т. 20. С. 3—57. — *Манденова И. П. Apiaceae* (*Umbelliferae*) — Зонтичные // Флора Армении. Ереван: Изд-во АН АрмССР, 1973. Т. 6. С. 251—427. — *Меницкий Ю. Л.* Обзор видов рода *Thymus* L. (*Lamiaceae*) Кавказа // Нов. сист. высш. раст. 1986. Т. 23. С. 117—142. — *Меницкий Ю. Л.* Проект «Конспект флоры Кавказа». Карта районов флоры // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 11. С. 1513—1521. — *Османова Ф. Ш.* К характеристике зонтичных Кабардино-Балкарии // Природа Кабардино-Балкарии и ее охрана. Нальчик: Изд-во КБГУ, 1972. Вып. 3. С. 243—261. — *Османова Ф. Ш., Жукова Н. А., Виноградов И. С.* Новый род для флоры Кавказа — *Ostericum* Hoffm. // Бот. журн. 1969. Т. 54. № 2. С. 272—273. — *Очиаури Д. А.* Конспект флоры Пирикити Хевсурети. Тбилиси: Мецниереба, 1981. 120 с. — *Пименов М. Г. Cervaria aegopodioides* (Boiss.) M. Pimen. — новый для флоры СССР вид *Umbelliferae* // Вестн. МГУ. Сер. биол. 1982. Т. 16. Вып. 4. С. 37. — *Пименов М. Г.* Монографическая ревизия рода *Dorema* D. Don (*Umbelliferae*) // Бюл. Моск. о-ва исп. прир. Отд. биол. 1988. Вып. 2. С. 76—90. — *Сахокия М. Ф., Хуцишвили Е. И.* Конспект флоры высших растений Хеви (Казбегского района Грузинской ССР). Тбилиси: Мецниереба, 1975. 205 с. — *Тамамшян С. Г. Umbelliferae* Juss. — Зонтичные // А. А. Гроссгейм. Флора Кавказа. 2-е изд. Л.: Наука, 1967. Т. 7. С. 4—137. — *Танфильев В. Г., Кононов В. Н.* Каталог дикорастущих растений Ставропольского края. Ставрополь: Ставрополькрайтмашинформ, 1987. 114 с. — *Тахтаджян А. Л., Федоров Ан. А.* Флора Еревана. Л.: Наука, 1972. 394 с. — *Тихомиров В. Н.* Конспект системы рода *Angelica* L. флоры СССР // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки, 1967. № 1. С. 87—92. — *Тихомиров В. Н., Аксенов Е. С.* О роде *Albovia* Schischk. (*Umbelliferae—Apioideae*) // Бюл. Моск. о-ва исп. прир. Отд. биол. 1970. Т. 75. Вып. 5. С. 59—68. — *Черепанов С. К.* Свод дополнений и изменений к «Флоре СССР» (Т. I—XXX). Л.: Наука, 1973. 668 с. — *Шишкин Б. К.* Зонтичные — *Umbelliferae* Moris. // Флора СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1950. Т. 16. С. 36—604; 1951. Т. 17. С. 1—314. — *Юрцева О. В.* Изменчивость морфологических признаков в секции *Tragium* рода *Pimpinella* L. (*Umbelliferae—Apioideae*) // Бюл. Моск. о-ва исп. прир. Отд. биол. 1987. Т. 92. Вып. 6. С. 103—119. — *Umbelliferae* Moris. — Зонтичные // Флора Азербайджана. Баку: Изд-во АН АзССР, 1950. Т. 6. С. 357—510. — *Pimenov M. G., Tikhomirov V. N.* The taxonomic problems in the genera *Prangos* Lindl., *Cachrys* L., *Cryptodiscus* Schrenk and *Hippomarathrum* Hofm. et Link (*Umbelliferae—Apioideae*) // Feddes Repert. 1983. Bd 94. H. 3-4. S. 145—164. — *Rechinger K. H. Umbelliferae* // Flora Iranica. Graz: Akad. Druck u. Verl. Anst., 1987. Lfg. 162. 556 S.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР
Ленинград

Получено 4 III 1991

УДК 582.675.1 (479)

© Бот. журн., 1991 г., т. 76, № 12

И. М. Васильева

AQUILEGIA KUBANICA (*RANUNCULACEAE*) — НОВЫЙ ВИД С КАВКАЗА

I. M. VASSILJEVA. *AQUILEGIA KUBANICA* (*RANUNCULACEAE*), A NEW SPECIES FROM THE CAUCASUS

Описан новый кавказский вид рода *Aquilegia* — *A. kubanica*, являющийся узколокальным эндемиком Северного Кавказа, встречающимся в верховьях р. Кубани.

Род *Aquilegia* L., насчитывающий около 100 видов, представлен на Кавказе 4 видами. Из них один — *A. olympica* Boiss. — имеет довольно обширный ареал, охватывающий, кроме Кавказа, горные районы Малой Азии и Северного Ирана. Остальные кавказские виды являются эндемичными. *A. gegica* Jabr.-Kolak. — узколокальный эндемик Западной Грузии, встречающийся лишь на небольшой территории Абхазии, в ущельях рек Геги и Юпшары. *A. colchica* Kem.-Nath. — эндемичный вид невысоких гор центральной Грузии, встречающийся в ущелье р. Квирилы. Наш новый вид также является узколокальным эндемиком Северного Кавказа, встречающимся на ограниченной территории Карачаево-Черкесской АО, в верховьях р. Кубани. Вид описан по сборам Е. Гогиной, а также Т. Поповой и Ю. Меницкого.

Aquilegia kubanica Vassil. sp. nov. — Planta perennis rhizomate longo crasso. Caules teretes vel subcostati, fusciduli, inferne pilis simplicibus, superne pro parte glandulosis dense tecti, 25—45 cm alti. Folia radicalia et caulina inferiora biternata numerosa petiolata, petiolis longis pilis griseolis simplicibus sparse obsitis, foliolis orbiculari-obovatis, medio saepe breviter petiolulato, 3—4 cm longo et lato, superiora sessilia, 2—3-loba, omnia inciso-dentata, dentibus rotundatis, supra pallide viridia glabra, subtus glaucescentia, pilis simplicibus longis sparse obsita, margine subincrassata revoluta. Flores bicolores, pedicellis glanduloso-pilosis fuscidulis, parvi, 2—4 cm lati, in caule 2—5. Perigonii phylla coerulescenti-violacea, ovata, apiculata, pilis brevibus sparse obsita, laminam nectarii ca 1.5 plo superantia, 14—18 mm longa, 8—10 mm latae. Nectarii laminae albidoflavidae apice orbiculari-obtusiusculae, raro sparse pilosae, 8—12 mm longae, 4—6 mm latae. Calcar longum, anguste conoideum, subrectum, apice uncinatum et subinflatum, 14—18 mm longum, basi 3—5 mm latum. Stamina laminis nectariorum subaequilonga, vel eis sublongiora, antheris flavis. Staminodia angusta, acuta, margine valde corrugata, filamentis subbreviora. Pistilla filamentis aequilonga vel eis subbreviora, dense glanduloso-pilosa. Fructus e folliculis 5 inter se haud connatis a basi divergentibus formatus. Folliculi parvi, 10—15 mm longi, in rostrum 4—6 mm longum lateraliter inflexum abeuntes, nervis 25—30 distincte elevatis transversalibus percursi, dense (juventute praecipue) glanduloso-pilosi. Semina immatura rubeolo-brunnea nitida costata, spermodermate striatotuberculato, 1.5—2 mm longa.

Typus: Ciscaucasia, prov. Stauropolitana, regio autonoma Karaczaevo-Circassia, in fluxu superiore fl. Kuban, in viciniis pagi Uczkulan, ad schistosa, 1400 m. s. m. 4 VIII 1968, N 433, E. Gogina. In herbario Horti Botanici Principalis, Acad. Sci. URSS (MHA) conservatur (см. рисунок).

Paratypus: Caucasus Borealis, regio autonoma Karaczaevo-Circassia, distr. Karaczaevo, in viciniis pagi Churzuk; in fluxu superiore fl. Kuban, infra influxum fl. Ulu-Churzuk; ad latus dextrum angustiarum Kala-Kulak, 3 VIII 1989, N 105, Yu. Menitsky, T. Popova, S. Bjalt, S. Kuzmenkova. In herbario Instituti Botanici nom. V. L. Komarovii, Acad. Sci. URSS (LE) conservatur.

Affinitas. Ab *A. olympica* Boiss., cui affinis est, tam habitu, quam floribus parvis, perigonii phyllis laminae nectarii aequilongis vel eis sublongioribus, calcari eis longiore, staminibus vero aequilongis vel longioribus, antheris flavis, seminibus nitidis, caulibus petiolisque dense pilosis (nec floribus magnis, perigonii phyllis

а

б

Aquilegia kubanica.
а — тип; *б* — паратип.

laminas nectariorum multo superantibus, calcari staminibusque eis brevioribus, antheris obscurioribus, seminibus opacis, caulibus petiolisque haud pilosis) necnon oecologia (habitatione in regione silvatica superiore montium nec alpina vel subalpina) differt.

Ab *A. colchica* Kem.-Nath. species nostra calcaribus laminas nectariorum multo superantibus, antheris pallidis, foliis subglabris in lobos minores et rotundatos dissectis necnon oecologia (habitatione in saxis graniticis arduis 1200—1400 m. s. m. nec in rupibus haud altis calcareis laevigatis ad 600 m. s. m.) distat.

Многолетник с толстым длинным корневищем и буроватыми округлыми или слабо ребристыми стеблями, густо опушенными снизу простыми, сверху смешанными с железистыми волосками, 25—45 см выс. Прикорневые и нижние стеблевые листья дважды тройчатые, многочисленные, на длинных серовато опушенных простыми рассеянными волосками черешках; листочки округло-обратнояйцевидные, средний часто на коротком черешочке, 3—4 см дл. и шир., верхние листья сидячие, 2—3-лопастные, все листочки надрезанно округло-зубчатые, сверху светло-зеленые, голые, снизу сизоватые, с редкими рассеянными длинными простыми волосками и несколько утолщенным загнутым вниз краем. Цветки двуцветные, на буроватых железисто опушенных цветоножках, небольшие, 2—4 см шир., в количестве 2—5 на стебле. Листочки околоцветника голубовато-фиолетовые, яйцевидные, с заостренным кончиком, опушенные редкими короткими волосками, примерно в 1.5 раза превышающие по длине пластинку нектарника, 14—18 мм дл. и 8—10 мм шир. Пластинки нектарников беловато-желтоватые, с округло-туповатой верхушкой, редко рассеянно опушенные, 8—12 мм дл. и 4—6 мм шир. Шпорец длинный, узко конусовидный, почти прямой, на конце крючковидно изогнутый и с небольшим вздутием, 14—18 мм дл. и 3—5 мм шир. в основании. Тычинки примерно равны по длине пластинкам нектарников или немного длиннее их, пыльники желтые. Стаминодии узкие, острые, сильно гофрированные по краю, немного короче тычиночных нитей. Пестики равны по длине тычинкам или немного короче их, сильно железисто опушенные. Плод из 5 несросшихся между собой, расходящихся от основания листовок. Листовки небольшие, 10—15 мм дл., с носиком 4—6 мм, отогнутым в сторону, с хорошо выступающими поперечными жилками в количестве 25—30 и густым железистым опушением, особенно в молодом возрасте. Незрелые семена красновато-коричневые, блестящие, ребристые, со струйчато-бугорчатым рисунком поверхности семенной кожуры, 1.5—2 мм дл.

Тип: Предкавказье, Ставропольский кр., Карачаево-Черкесская АО. Верховья р. Кубани, окр. аула Учкулан, на осыпи, 1400 м над ур. м., 4 VIII 1968, № 433, Е. Гогина. Хранится в гербарии Главного ботанического сада АН СССР, Москва (МНА) (см. рисунок).

Паратип: Сев. Кавказ, Карачаево-Черкесская АО, Карачаевский р-н, окр. сел. Хурзук. Верховья р. Кубани, ниже впадения р. Улу-Хурзук, правый борт ущ. Кала-Кулак, 3 VIII 1989, № 105, Ю. Меницкий, Т. Попова, С. Бялт, С. Кузьменкова. Хранится в Гербарии Ботанического института им В. Л. Комарова АН СССР, Ленинград (LE).

Родство. От близкого вида *A. olympica* Boiss. отличается как внешним видом, так и соотношением размеров различных частей цветка, а также семенами и опушением. У нашего вида цветки мелкие, листочки околоцветника по величине равны пластинкам нектарников или немного больше их, шпорец длиннее пластинок нектарников, тычинки длиннее пластинок нектарников или равны им, пыльники желтые, семена блестящие, стебли и черешки листьев сильно опушены. У *A. olympica* цветки крупные, листочки околоцветника намного превышают по длине пластинки нектарников, шпорец короче, тычинки короче пластинок нектарников, пыльники темные, семена матовые, стебли и черешки листьев неопушенные. Наше растение приурочено к верхнему лесному поясу гор, тогда как *A. olympica* — к альпийскому или субальпийскому поясам.

От *A. colchica* Kem.-Nath. новый вид отличается более длинными шпорцами по сравнению с пластинками нектарников, светлыми пыльниками, почти не опушенными листьями, надрезанными на более мелкие и более округлые доли, а также экологией, так как встречается в расщелинах крутых гранитных скал на высоте 1200—1400 м над ур. м. *A. colchica* растет на сглаженных невысоких известняковых скалах до 600 м над ур. м.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР
Ленинград

Получено 5 V 1991

УДК 582.998 (470.46)

А. Н. Бармин, В. Н. Пилипенко, В. В. Синякина, Н. Н. Цвелев

SPHAERANTHUS (*ASTERACEAE*) — НОВЫЙ РОД ДЛЯ ФЛОРЫ СССР

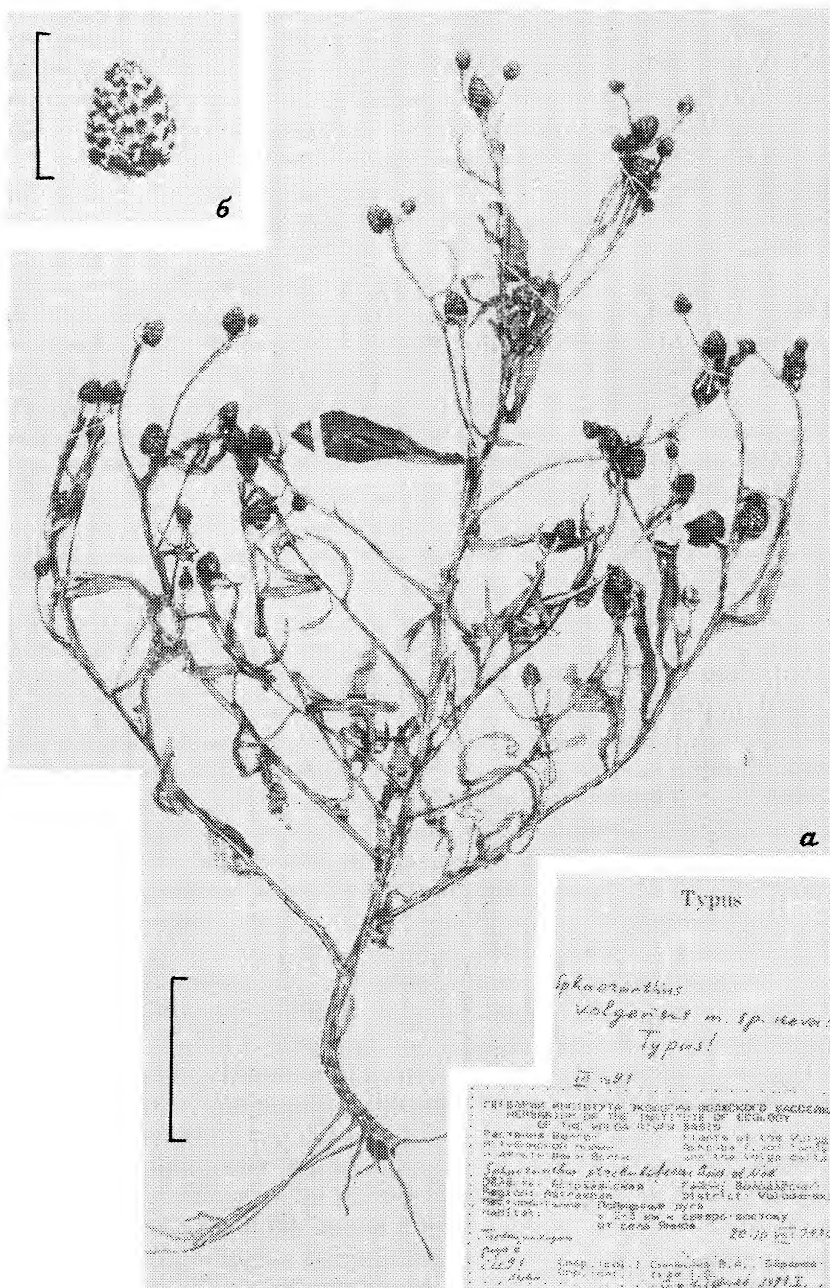
A. N. BARMIN, V. N. PILIPENKO, V. V. SINYAKINA, N. N. TSVELEV. *SPHAERANTHUS* (*ASTERACEAE*), A NEW GENUS FOR THE FLORA OF THE USSR

В восточной части дельты Волги найден новый для науки вид еще не приводившегося для СССР рода *Sphaeranthus* сем. *Asteraceae* — *S. volgensis*, очень близкий к известному только из немногих пунктов Ирака виду *S. strobiliferus*. Около 50 видов рода *Sphaeranthus* распространены в тропиках, а отчасти и в субтропиках Старого Света.

В конце августа 1990 г. в восточной части дельты р. Волги, в пределах Володарского р-на Астраханской обл., в 2 км к северо-востоку от с. Ямное, авторами настоящей статьи А. Н. Барминым, В. В. Синякиной (Институт экологии Волжского бассейна, г. Тольятти) и В. Н. Пилипенко (Астраханский пед. институт) был обнаружен крайне оригинальный вид из семейства сложноцветных (см. рисунок), который оказался принадлежащим к палеотропическому роду *Sphaeranthus* L. из трибы *Inuleae*.

Район находки — это равнинный остров, возвышающийся над меженью водотоков на 1—2 м и дренированный многочисленными временными водотоками (ериками) и рыбопропускными каналами. Местами встречаются бэровские бугры до 12 м выс. Вид шароцветника (*Sphaeranthus*) был найден на влажном участке пойменного луга в 4—4.5 м от рыбопропускного канала вместе с такими болотными и сорными растениями, как *Phalaroides arundinacea* (L.) *Rauschert, Elytrigia repens* (L.) Nevski, *Echinochloa crusgalli* (L.) Beauv., *Hierochloë stepporum* P. Smirn., *Bolboschoenus maritimus* (L.) Palla, *Eleocharis palustris* (L.) Roem. et Schult., *Butomus umbellatus* L., *Lythrum virgatum* L., *Euphorbia palustris* L., *Oenanthe aquatica* (L.) Poir., *Cirsium setosum* (Willd.) Bess., *Sonchus arvensis* L., *Bidens tripartita* L.

Род *Sphaeranthus* в настоящее время представлен приблизительно 50 видами, почти не выходящими за пределы тропиков Старого Света (Африка, Южная Азия, Северная Австралия). Согласно монографу рода, он делится на 2 обособленных подрода — *Sphaeranthus* с типом *S. indicus* L., корзинки которого имеют листочки обертки почти одинакового строения в количестве до 10 и более, и *Pseudosphaeranthus* Robyns с лектотипом *S. amaranthoides* Burm., имеющий корзинки с 4 (5) листочками обертки разного строения и с 4—6 цветками (Robyns, 1924 : 179). Найденный в дельте Волги вид, который мы называем *S. volgensis*, принадлежит к секции *Cuspidella* DC. последнего подрода с лектотипом *S. angustifolius* DC. Эта секция отличается от другой секции подрода *Platycephali* Robyns более или менее яйцевидными, а не сильно сплюснутыми сверху вниз головками. *S. volgensis* — шароцветник волжский, очень близок к иракскому виду *S. strobiliferus* Boiss. et Noë (Boissier, 1856 : 6), который, судя



Sphaeranthus volgensis (тип вида!).

а — общий вид; *б* — общее соцветие. Масштабная линейка, см: *а* — 5, *б* — 1.

по кратким диагнозам (экземпляров этого вида мы, к сожалению, не видели), отличается от *S. volgensis* лишь немного более крупными, совершенно голыми головками. Не исключено, что эти виды тождественны, однако *S. strobiliferus* — очень редкое растение, пока известное лишь по 3 собранным в прошлом веке экземплярам из Ирака: «Babylon, N 3704, G. Reuter»; «Baghdad, Muhammareh, N 329, F. Noë» (typus!); «Baghdad, in cultivated fields, 1868, H. Haussknecht» (Robyns, 1924 : 187; Rechinger, 1969 : 597). Маловероятно, что такое редкое растение было занесено в дельту Волги, хотя через Ирак в дельту Волги проходит путь перелета многих водоплавающих птиц. В Иране род совсем не представлен.

Sphaeranthus volgensis **Tzvel. sp. nov.** (subgen. *Pseudosphaeranthus* sect. *Cuspidella)*. — Planta annua, 15—50 cm alt., divaricate ramosa, brevissime et sparse pilosa. Folia lineari-lanceolata vel lanceolata, 5—20 mm lt., plus minusve dentata vel integerrima, decurrentia et alae sat latae formantia. Inflorescentiae generales — capitula sat numerosa, ovata, 7—12 mm lg., densissima, purpurea, breviter et sparse pilosa, e calathidiis numerosis, parvis, sexfloris (floribus 2 hermaphroditis ovariis glabris vel sparse glandulosis et 4 femineis ovariis breviter pilosis) composita. Corollae parvae, subalbidae, florum hermaphroditorum quadridentatae, florum femineorum valde deminutae. Involucrum e phyllis 4 constants: phyllum externum majus, obovatum, apice mucronatum, mucrone sat rigido 0.5—1.2 mm lg., phylla lateralia 2, cymbiformia; phyllum internum obovatum. Pappus nullus.

Typus: Prov. Astrachan, delta Volgae, distr. Volodarskij, prata inundata 2—3 km boreali-orientaliter versus a pag. Jamnoje, VIII 1990, A. Barmin, V. Pilipenko, V. Sinjakina (LE).

Affinitas. Speciei iraqensi — *S. strobiliferus* Boiss. et Noë proxima, sed capitulis minoribus breviter et sparse pilosis differt.

Однолетнее растение 15—50 см выс., растопыренно-ветвистое, очень коротко и рассеянно волосистое. Листья линейно-ланцетные или ланцетные, 5—20 мм дл., более или менее зубчатые или цельнокрайные, низбегающие на стебель и образующие довольно широкие крылья. Общие соцветия — довольно многочисленные, яйцевидные, очень плотные, пурпурные, коротко- и рассеянно-волосистые головки 7—12 мм дл., состоящие из многочисленных мелких корзинок с 6 цветками (2 обоеполых, с голыми рассеянно-железистыми завязями, и 4 пестичных с коротковолосистыми завязями). Венчики мелкие, почти беловатые, у обоеполых цветков 4-зубчатые, у пестичных — сильно уменьшенные. Обертка состоит из 4 листочков: 1 наружного, более крупного, обратнояйцевидного, на верхушке с довольно жестким острием 0.5—1.2 мм дл., 2 боковых, ладьевидных и 1 внутреннего, обратнояйцевидного. Хохолок отсутствует.

Тип. Астраханская обл., дельта Волги, Володарский р-н, влажный луг в 2—3 км к северо-востоку от с. Ямное, VIII 1990, А. Бармин, В. Пилипенко, В. Синякина (LE).

Родство. Наиболее близок к иракскому виду *S. strobiliferus*, но отличается более мелкими, коротко- и рассеянно-волосистыми головками.

Как мы уже отмечали, цветущие и плодоносящие головки *S. volgensis* со скрытыми под наружными листочками обертки цветками очень похожи на еще не расцветшие корзинки *Cirsium arvense* L. s. l. и некоторых других сложноцветных. Именно поэтому, а также из-за позднего цветения (конец августа—сентябрь) этот вид мог оставаться не замеченным коллекторами. Кроме того, восточная часть дельты Волги остается пока наименее изученной во флористическом отношении.

Находка в дельте Волги представителя тропического рода *Sphaeranthus* крайне интересна в ботанико-географическом отношении. Ее можно сравнить лишь с присутствием здесь же единственного в СССР представителя другого тропического рода — *Diandrochloa diarrhena* (Schult. et Schult. fil.) A. N. Henry, близкого по экологии к *Sphaeranthus volgensis* (Цвелев, 1965).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Цвелев Н. Н. Полевичка *Eragrostis diarrhena* (Schult. et Schult. f.) Steud. — замечательный реликт дельты Волги // Бот. журн. 1965. Т 50. № 11. С. 1632—1635. — *Boissier P.-E.* Diagnoses plantarum orientalium novarum. Genevae. 1856. Ser. 2. N 3. 177 p. — *Rechinger K. H.* Flora of lowland Iraq. Weinheim: Verlag von J. Cramer, 1969. 746 S. — *Robyns W.* Revision of the genus *Sphaeranthus* // Kew Bull. 1924. N 5. P. 177—199.

Институт экологии Волжского бассейна
Тольятти
Астраханский педагогический институт
Ботанический институт им. В. Л. Комарова
АН СССР
Ленинград

Получено 13 III 1991

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 582.542.2 : 581.9 (571.1)

О. В. Ребристая

О НОВЫХ И РЕДКИХ ДЛЯ ЗАПАДНОСИБИРСКОЙ АРКТИКИ ВИДАХ РОДА *CAREX* (*CYPERACEAE*)

O. V. REBRISTAYA. ON SOME NEW AND RARE FOR THE WEST SIBERIAN ARCTIC SPECIES OF THE GENUS *CAREX* (*CYPERACEAE*)

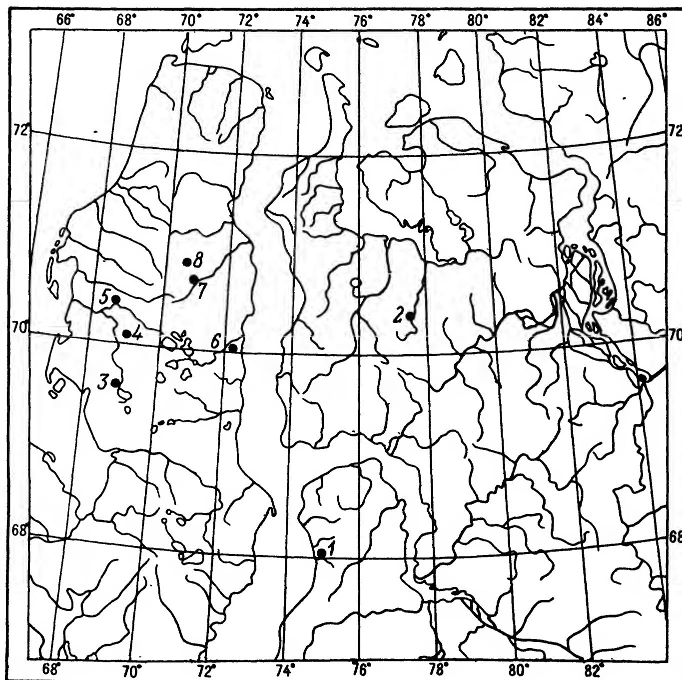
Впервые приводятся сведения о находках *Carex holostoma* и *C. supina* subsp. *spaniocarpa* на п-ове Ямал и Гыданском п-ове, а также новые данные о распространении приморских видов *C. glareosa* и *C. maritima* в Западносибирской Арктике.

Во время полевых работ в Западносибирской Арктике (1981—1990 гг.) нами было найдено много новых для этого региона видов. Частично сведения об этих находках были опубликованы (Ребристая, 1982). Данная статья посвящена находкам новых и редких для Западносибирской Арктики видов осок. Гербарные образцы осок хранятся в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР в Ленинграде (LE). Все определения осок были подтверждены Т. В. Егоровой, за что выражаю ей свою признательность.

Carex holostoma Drej. Циркумполярный арктоальпийский вид с большими дизъюнкциями. Считалось, что вид отсутствует на пространствах от Кольского п-ова до низовьев р. Енисей (Егорова, 1966; Малышев, 1990). Наши сборы являются первыми как для Западносибирской Арктики, так и для всей Западной Сибири. Вид дважды найден в средней части п-ова Ямал (см. рисунок): 1) в бассейне р. Сёяха Восточная, в 10 км к северу от оз. Мантыто (70°05′ с. ш., 72°10′ в. д.), 7 VIII 1982, О. Ребристая; рос единичными экземплярами в осоковом болоте из *Carex concolor* на минеральном субстрате в неглубокой озерной депрессии; 2) в среднем течении р. Венуйеуо при впадении в нее левого притока — р. Нярнензеяха (70°40′ с. ш., 71°00′ в. д.), 16 VIII 1982, О. Ребристая; найден в осоковом из *Carex concolor* болоте на речной террасе.

Оба местонахождения расположены относительно недалеко друг от друга (менее 100 км) в восточной (приобской) части п-ова Ямал, где на дневную поверхность выходят отложения 3-й лагунно-морской террасы. Для этих мест характерны распространение песчаных грунтов и обилие осушенных (спущенных) озер. Обе находки приурочены к молодым минеральным болотам без торфяного слоя. Судя по распространению *C. holostoma* в восточных районах Евразии, этот вид мог обитать в холодно-влажных условиях по окраинам ледниковых полей в начальные периоды осушения шельфа Северного Ледовитого океана и сохраниться на отдельных участках во время голоценовой экспансии еловых лесов. По-видимому, *C. holostoma* является во флоре п-ова Ямал верхнеплейстоценовым реликтом.

Carex supina Wahlenb. subsp. *spaniocarpa* (Steud.) Hult. Азиатско-американская гипоарктическая раса степного вида *C. supina* — гемикриоксерофит, входящий в реликтовые степные комплексы, местами доминирующий в них (Юрцев, 1981). Встречается спорадически по южной окраине тундровой зоны. Самым западным



Места находок видов рода *Carex* в Западносибирской Арктике.

1 — Тазовский п-ов, низовья р. Лайяха; *2* — Гыданский п-ов, верховья р. Нгарка-Нгынянсё. П-ов Ямал: *3* — верховья р. Салетаяха, *4* — р. Неромаяха, *5* — низовья р. Сёяха Западная, *6* — севернее оз. Мантыто, *7* — р. Венуйеуо, *8* — р. Матюйяха.

до недавнего времени считалось местонахождение вида в окр. г. Дудинка в низовьях р. Енисей (Малышев, 1990). Наши сборы являются первыми указаниями на распространение этой осоки в Западной Сибири.

C. supina subsp. *spaniocarpa* был найден нами на Гыданском п-ове: в 30 км к востоку от оз. Вэнто, в верхнем течении р. Нгарка-Нгынянсё (71°25′ с. ш., 77°35′ в. д.), 20 VIII 1987, О. Ребристая, О. Хитун. *C. supina* subsp. *spaniocarpa* рос на сухом песчаном склоне юго-западной экспозиции коренного берега реки в остепненном разнотравно-злаковом луговом сообществе. Проективное покрытие растительности 90%, голый субстрат 10%. С обилием сор отмечена лишь *Festuca ovina;* с обилием sp — *Vaccinium vitis-idaea* subsp. *minus, Potentilla stipularis, Saxifraga bronchialis, Hedysarum hedysaroides* subsp. *arcticum;* с обилием sol — *Bromus pumpellianus, Carex supina* subsp. *spaniocarpa, Salix nummularia, Lychnis sibirica* subsp. *samojedorum, Dianthus repens, Pachypleurum alpinum, Androsace septentrionalis, Thymus reverdattoanus, Campanula rotundifolia, Tanacetum bipinnatum*. Мохово-лишайниковый покров практически отсутствовал.

Вторая находка *C. supina* subsp. *spaniocarpa*: п-ов Ямал, в бассейне верховьев р. Мордыяха, в верхнем течении р. Салетаяха (69°45′ с. ш.; 68°40′ в. д.), 7 VIII 1990, О. Ребристая. Растение в небольшом количестве росло на южном склоне песчаного холма, представляющего собой краевую часть древней террасы. На склоне крутизной около 30° участок с осокой занимал полосу 4 м шир. и 12 м дл. Разнотравно-кустарничково-злаковое сообщество выше, на поверхности холма, переходило в эродированную песчаную кустарничковую тундру, ниже, у подножия, граничило с нивальной разнотравно-кустарничковой тундрой. Нанорельеф ступенчатый. Общее проективное покрытие растительности 95%, кустарнички составляют 25, злаки — 10, осоки — 5 и разнотравье — 55%. В травостое явно

преобладали (обилие cop) *Festuca rubra* subsp. *arctica* и *Campanula rotundifolia*; с обилием sp отмечены *Vaccinium vitis-idaea* subsp. *minus, V. uliginosum* subsp. *microphyllum, Arctous alpina, Festuca ovina, Carex arctisibirica, Equisetum arvense* subsp. *boreale, E. pratense, Luzula confusa, Dianthus repens, Rubus arcticus, Oxytropis sordida, Potentilla stipularis, Erigeron borealis, Castilleja arctica;* с обилием sol — *Carex supina* subsp. *spaniocarpa, Calamagrostis lapponica, Hierochloë alpina, Poa alpigena, Bromus pumpellianus, Draba hirta, Pachypleurum alpinum, Armeria maritima, Thymus reverdattoanus, Arnica iljinii.* Мхи представлены отдельными стебельками *Bryum* sp., *Tortula ruralis.* Из лишайников единично встречается *Cladonia pyxidata.*

Обращает на себя внимание сходство видового состава сообществ с участием *Carex supina* subsp. *spaniocarpa.* Большинство видов являются ксеромезофитами, они достаточно широко распространены в Западносибирской Арктике и встречаются на сухих песчаных склонах и речных террасах, в разнотравных суходольно-луговых и тундровых группировках. Отчасти со степными сообществами связаны *Lychnis sibirica* subsp. *samojedorum, Dianthus repens, Thymus reverdattoanus.* Лишь 2 вида — *Carex supina* subsp. *spaniocarpa* и *Saxifraga bronchialis* можно отнести к видам реликтовых степных комплексов.

Обе находки расположены в наиболее древних ландшафтах — районах морской равнины казанцевского возраста. Полученные данные указывают на возможность распространения криофитных степей в криоаридные интервалы среднего плейстоцена в арктических районах Западной Сибири.

Carex glareosa Wahlenb. Циркумполярный арктический вид с большими дизъюнкциями, до недавнего времени не был известен на пространствах от Югорского п-ова до низовьев р. Оленек. Указан для приморских экотопов (Егорова, 1966; Малышев, 1990). В таких местообитаниях (на приморских лайдах) вид был найден нами на западном побережье п-ова Ямал (Ребристая, 1982), позднее — на островах Белом и Шокальского, на Гыданском п-ове (на мысах Хонoресале и Матюйсале). По нашим наблюдениям, *C. glareosa* — обычный вид морских побережий и, по-видимому, в Евразии распространен значительно шире.

Представляет интерес нахождение *C. glareosa* во внутренних частях материка. На Ямале, Тазовском и Гыданском п-овах вид был найден на свежих или зарастающих оползневых склонах с подтоком поверхностных вод. Все места находок расположены на участках древней морской равнины с преобладанием суглинистых отложений. При оползании склонов обнажаются суглинистые поверхности морского генезиса, слабо засоленные, что позволяет селиться факультативным галофитам, к которым относится и *C. glareosa.* Приводим соответствующие местонахождения: Тазовский п-ов, высокий левый коренной берег р. Лайяха (68°05′ с. ш., 74°45′ в. д.), зарастающий участок оползневого склона, 27 VII 1986, О. Ребристая, О. Хитун; Гыданский п-ов, в 30 км к востоку от оз. Вэнто, верхнее течение р. Нгарка-Нгынянсё (71°25′ с. ш., 77°35′ в. д.), размыв коренного берега реки, на голом суглинке, 22 VIII 1987, О. Ребристая, О. Хитун; п-ов Ямал, центральная часть, правобережье р. Сёяха Западная, в ее нижнем течении (70°20′ с. ш., 68°20′ в. д.), на разнотравно-злаковом лугу на влажном суглинистом склоне, 12 VIII 1989, О. Ребристая, О. Хитун; п-ов Ямал, центральная часть, бассейн р. Мордыяха, р. Неромаяха в месте слияния рек Нерутаяха и Нгудаяха (70°10′ с. ш., 69°10′ в. д.), на разнотравно-злаковом пологом склоне оползневого цирка в долину ручья, 29 VII 1990, О. Ребристая. В районе р. Неромаяха встречается очень часто на оползневых склонах разной степени зарастания.

Carex maritima Gunn. Циркумполярный арктический вид с большими дизъюнкциями. Ранее указывался только для морских побережий (Егорова, 1966). В Западносибирской Арктике найден, так же как и *C. glareosa*, на оползневых склонах и открытых, незадернованных суглинистых поверхностях морского генезиса. Для Ямала указывается впервые. Местонахождения: Гыданский п-ов, в 30 км к востоку от оз. Вэнто, верхнее течение р. Нгарка-Нгынянсё (71°25′ с. ш.,

77°35′ в. д.), на сухом суглинистом оголенном субстрате, 19 VIII 1987, О. Ребристая, О. Хитун; п-ов Ямал, центральная часть, среднее течение р. Матюйяха, на суглинистом бугре-останце в долине реки, 12 VIII 1983, О. Ребристая, О. Хитун; п-ов Ямал, центральная часть, бассейн р. Мордыяха, р. Неромаяха при слиянии рек Нерутаяха и Нгудаяха (70°10′ с. ш., 69°10′ в. д.), на пологом сухом, с такыровидным растрескиванием, незадернованном склоне оползня, 29 VII 1990, О. Ребристая.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Егорова Т. В. Род *Carex* L. — Осока // Арктическая флора СССР. Осоковые. М.; Л.: Наука, 1966. Вып. 3. С. 40—163. — *Егорова Т. В.* Система рода *Carex* (*Cyperaceae*) флоры СССР // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 6. С. 858—868. — *Малышев Л. И.*, *Carex* L. — Осока // Флора Сибири. Новосибирск: Наука, 1990. С. 35—170. — *Ребристая О. В.* Флористические находки на полуострове Ямал // Нов. сист. высш. раст. 1982. Т. 19. С. 201—212. — *Юрцев Б. А.* Реликтовые степные комплексы Северо-Восточной Азии. Новосибирск: Наука, 1981. 168 с.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР
Ленинград

Получено 17 VII 1991

УДК 582.715 : 581.9 (470.324)

Е. С. Нескрябина, Е. В. Печенюк

TILLAEA VAILLANTII (*CRASSULACEAE*) В ВОРОНЕЖСКОЙ ОБЛАСТИ

E. S. NESKRYABINA, E. V. PECHENYUK. *TILLAEA VAILLANTII* (*CRASSULACEAE*) IN THE VORONEZH REGION

Впервые для Воронежской обл. указывается редчайший в СССР вид *Tillaea vaillantii* и приводятся условия его обитания.

В 1990 г. нами проводилось обследование флоры поймы р. Хопер в северо-восточной части Воронежской обл. 2 VII 1990 приблизительно в 5 км к юго-востоку от Борисоглебска, на берегу старицы, расположенной у склона останца песчаной надпойменной террасы, был обнаружен впервые в Воронежской обл. вид *Tillaea vaillantii* Willd. Этот редчайший вид до последнего времени был известен в СССР лишь по немногим, собранным еще в прошлом веке экземплярам из Причерноморья, с Нижней Волги и из Казахстана (Борисова, 1939). В европейской части СССР самое северное местонахождение — окрестности Волгограда, приблизительно на 48° с. ш. Находка *Tillaea vaillantii* в пойме р. Хопер позволяет отодвинуть северную границу распространения этого вида в европейской части СССР до 51° с. ш.

В обнаруженном местонахождении *Tillaea vaillantii* представлена довольно большим количеством экземпляров, растущих небольшими группами на песчаном и слабо заиленном грунте близ уреза воды. Все особи находились в фазе массового цветения и отчасти плодоношения. В этом месте к водоему подходит грунтовая дорога, и нарушенность травостоя здесь имеет явно антропогенное происхождение, что подтверждается наличием многих сорняков на расположенном рядом останце надпойменной террасы наряду с типичными видами псаммофитных степей (*Kochia laniflora* (S. G. Gmel.) Borb., *Plantago scabra* Moench, *Astragalus varius* S. G. Gmel. и др.). На берегу старицы вместе с *Tillaea vaillantii* найдены такие относительно редкие в области виды, как *Elatine alsinastrum* L., *Alisma gramineum* Lej., *Peplis alternifolia* Bieb., *P. portula* L., а в старице в довольно большом количестве встречается *Potamogeton obtusifolius* Mert. et Koch.

На северо-востоке Воронежской обл. достаточно полно изучена лишь флора Хоперского государственного заповедника (Цвелев, 1988). С 1988 г. нами проводится маршрутное обследование флоры поймы р. Хопер за пределами заповедника и вдоль ее притоков Савалы, Вороны, Карачана, Елани и др., а также водоемов и переувлажненных участков на водоразделах. При этом обнаружен ряд новых местонахождений редких луговых и водных растений: *Artemisia santonica* L., *Rhaponticum serratuloides* (Georgi) Bobr., *Plantago cornutii* Gouan, *Potamogeton sarmaticus* Mäemets, *Ceratophyllum tanaiticum* Sapieg., *Batrachium trichophyllum* (Chaix) Bosch. Однако *Tillaea vaillantii* найдена только в одном месте, что указывает на особую редкость этого вида, хотя он легко может быть не замечен коллекторами из-за мелких размеров и своей невзрачности. Кроме того, можно предположить, что этот вид, как и многие другие однолетники переувлажненных местообитаний, может развиваться в значительном количестве лишь при особенно благоприятных погодных условиях. 1990 год отличался от других лет отсутствием весеннего паводка, но большим количеством осадков в начале лета. Пойменные низины и берега водоемов, обычно к середине лета высыхающие, в июле 1990 года были достаточно хорошо увлажнены, что создало благоприятные условия для развития здесь однолетних видов, так называемых «вымочек», к которым должна быть отнесена и *Tillaea vaillantii.*

В заключение выражаем благодарность Н. Н. Цвелеву за помощь при определении материала.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Борисова А. Г. Семейство Толстянковых (*Crassulaceae* DC.) // Флора СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1939. Т. 9. С. 8—134. — *Цвелев Н. Н.* Флора Хоперского государственного заповедника. Л.: Наука, 1988. 190 с.

Хоперский государственный заповедник Получено 13 III 1991

УДК 582.683.2 : 581.0 (470.41)

М. В. Марков, А. П. Ситников, И. Г. Манюкова, Н. Б. Прохоренко

О НАХОДКЕ *SCHIVERECKIA PODOLICA* (*BRASSICACEAE*) В ТАТАРИИ

M. V. MARKOV, A. P. SITNIKOV, I. G. MANYUKOVA, N. B. PROKHORENKO. ON THE FINDING OF *SCHIVERECKIA PODOLICA* (*BRASSICACEAE*) IN TATARIYA

Небольшая популяция *Schivereckia podolica* (*Brassicaceae*) обнаружена на восточном краю предволжского пермского возвышенного плато, на открытых уступах крутого правого берега р. Волги, недалеко от районного центра Камское Устье (55°20′ с. ш.). Ближайшим местонахождением этого вида, согласно литературным данным (Васильченко, 1964), являются Жигулевские горы (53°15′ с. ш.). В нижней трети обрывистого склона, сложенного известняком, местами довольно рыхлым, с вкраплениями гипса, участок площадью не более 20 м^2 покрыт дерновинками шиверекии, которая была отмечена в фазы: цветения — 1 V 1990, плодоношения — 29 V 1990, осыпания зрелых семян — 26 VII 1990.

Вместе с шиверекией здесь впервые была обнаружена *Pimpinella titanophila* Woronow, которую в последнее время находили только в заволжской части Татарии (Иванова, 1979). Известно старое указание, не подтвержденное гербарным образцом, на произрастание этого вида (под названием *P. tragium*) на правом берегу р. Волги, напротив Казани (Мартьянов, 1873). Заслуживает внимания, на наш взгляд, и присутствие в одном местообитании с шиверекией

известного «меловика» *Matthiola fragrans* Bunge, который и ранее был указан в республике только для Камско-Устьинского р-на, а также *Aster alpinus* L.

Нормальная диссеминация шиверекии в 1990 г. свидетельствует о соответствии экологических условий данного местообитания ее требованиям. Для выяснения же успешности семенного возобновления этого вида необходимы специальные исследования.

Гербарные образцы всех перечисленных в настоящем сообщении видов растений хранятся в гербарии Казанского государственного университета (KAZ).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Васильченко И. Т. Семейство *Cruciferae* (*Brassicaceae*) — Крестоцветные // Флора средней полосы европейской части СССР. Л.: Наука, 1964. С. 321—354. — *Иванова Р. Г.* Сем. *Umbelliferae* (*Apiaceae*) — Зонтичные // Определитель растений Татарской АССР. Казань: Изд-во Казан. гос. ун-та, 1979. С. 240—254. — *Мартьянов Н. М.* Материалы для флоры Восточного края России. Очерк растительности окрестностей д. Моркваш // Тр. IV Съезда русских естествоиспытателей по отд. ботаники, анатомии и физиологии растений. Казань, 1875. Вып. 3. С. 29—51.

Получено 18 IV 1991

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

УДК 92 : 581.9(47+57)

Н. М. АЛЬБОВ — ВЫДАЮЩИЙСЯ ИССЛЕДОВАТЕЛЬ ФЛОРЫ КОЛХИДЫ

(к 125-летию со дня рождения)

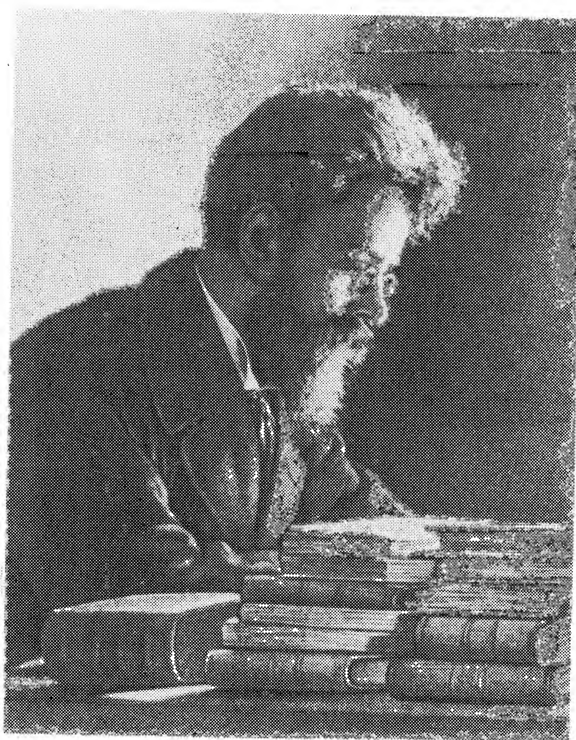
Z. I. ADZINBA. N. M. ALBOV, THE FIRST INVESTIGATOR OF THE FLORA OF KOLKHIDA (TO 125 YEARS FROM HIS BIRTH)

В этом году исполнилось 125 лет со дня рождения выдающегося русского ботаника Николая Михайловича Альбова, внесшего существенный вклад в исследование горной Колхиды, гигантским амфитеатром спускающейся к восточному побережью Черного моря. Перу этого талантливого ученого принадлежат крупнейшие по своей значимости работы о флоре и растительности Колхиды и Огненной Земли — этих двух интереснейших уголков природы, расположенных в диаметрально противоположных частях планеты. Такое сочетание объектов его исследований в известной мере отражает удивительную судьбу этого неустанного натуралиста-путешественника, забросившую его с Кавказа на таинственную Огненную Землю. Оттуда он не вернулся, рано уйдя из жизни (сокурсники предрекали ему яркую, полную впечатлений, но короткую жизнь). Смерть рано прервала его исследования, однако вклад его в науку велик.

При чтении работ Альбова, отличающихся широтой анализа исследованных им флор, создается впечатление, что они написаны убеленным сединами ученым с большим и многолетним опытом, а он не прожил и 32 лет. Работы Н. М. по праву вошли в золотой фонд мировой ботанической и географической науки о Кавказе и Огненной Земле. В то же время его дневниковые записи и письма, написанные ярко и живо, вовлекают нас в заманчивый и рискованный мир многочисленных экспедиций ученого. Способность кратко и образно описывать самое главное выработалась у Н. М. Альбова с детства, когда он, по примеру отца, стал вести дневники.

Родился Н. М. Альбов 27 октября 1866 г. в селе Павлово Нижегородской губернии в семье полкового священника — участника Крымской (1853—1856 гг.), а затем и Турецкой (1877—1878 гг.) войн. Его прекрасные дневники и письма с фронта были наполнены описаниями героических событий. Эта традиция передалась его сыну, с ранних лет проявлявшему острый интерес к окружающей жизни. Учился Н. М. Альбов сначала в Шуйской прогимназии, а затем во Владимирской гимназии, много читал, рисовал, собирал коллекции растений и минералов. За годы учебы он хорошо освоил латынь, греческий, немецкий и французский языки, что позволило ему в дальнейшем овладеть английским, испанским и частично итальянским языками. Благодаря своим лингвистическим способностям он легко входил в контакт как с горцами Западного Закавказья, так и с индейцами Южной Америки.

В 1884 г., отлично закончив гимназию, Н. М. Альбов поступил на естественное отделение физико-математического факультета Московского университета. Слабый с детства организм трудолюбивого студента на 3-м курсе не выдержал нагрузки, лишь срочный отъезд на зиму к родителям спас Н. М. от смерти.



Н. М. Альбов.

Врачи запретили ему продолжать учебу в Москве, по их рекомендации Альбов в апреле 1888 г. впервые попал на Кавказ, в Сухум. Яркая и богатая природа приморского края пленила его романтическую натуру. Н. М. Альбов, с трудом дождавшись разрешения врачей, начал совершать прогулки и небольшие экскурсии по лесам и горам, нередко присоединяясь к различным экспедиционным группам. Но здесь он заразился кавказской лихорадкой, изнурявшей его всю последующую жизнь. Этот приезд в Сухум надолго связал судьбу Н. М. Альбова с Абхазией и в целом с Колхидой.

Осенью Н. М. Альбов перевелся на 3-й курс Новороссийского (Одесского) университета — в то время практически единственного центра просвещения на юге России. Не получая стипендии и не имея достаточной материальной поддержки из дома, чтобы содержать себя, он был вынужден давать частные уроки.

Способности, хорошая подготовка и стремление к глубоким знаниям привлекли к нему внимание руководителя кафедры ботаники профессора Л. А. Ришава, по рекомендации которого Н. М. Альбов стал членом Новороссийского общества естествоиспытателей, а затем был направлен в Абхазию в свою первую самостоятельную экспедицию по изучению флоры. По возвращении с Кавказа студент Н. М. Альбов был избран делегатом VIII Съезда естествоиспытателей и врачей, проходившего в Петербурге в декабре 1889 г., председателем которого был профессор А. Н. Бекетов, а секретарем — профессор В. В. Докучаев. Участие в этом съезде еще более укрепило решение Н. М. Альбова заняться изучением флоры и растительности Колхиды.

Весной 1890 г. при окончании Новороссийского университета Н. М. Альбов стал кандидатом естественных наук, защитив на основе материалов своей первой экспедиции и ранних наблюдений диссертацию «Характеристика растительных поясов Абхазии». В этом же году по поручению и на средства Новороссийского общества естествоиспытателей молодой ученый совершил еще несколько экспедиций по Абхазии, проникая в самые труднодоступные места — через Бзыбский

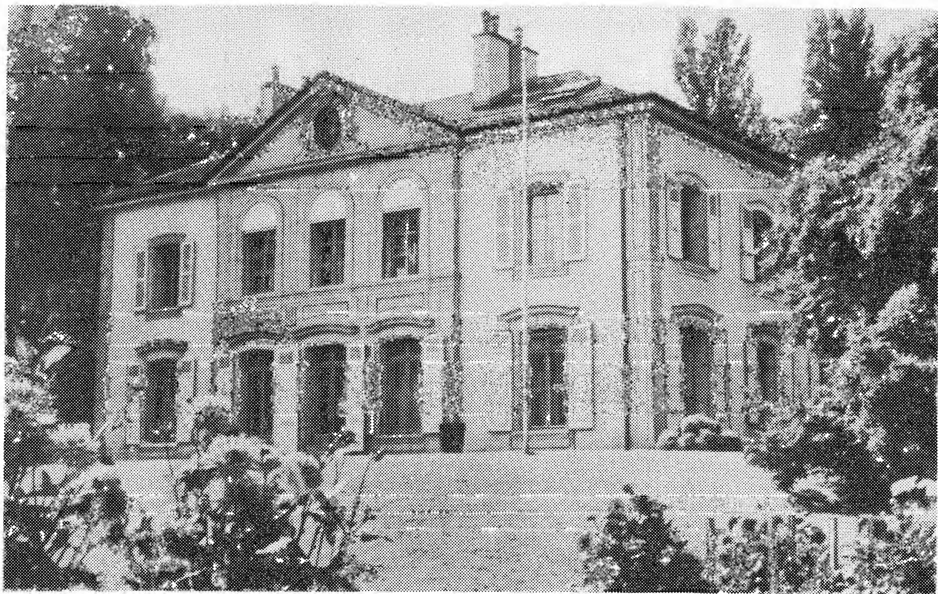


Рис. 2. Здание Гербария Буасье близ Женевы, где работал Н. М. Альбов. Фото 1990 г.

хребет в верховья р. Мзымты, на Главный Кавказский хребет и даже на северные его отроги. После возвращения из экспедиции Н. М. Альбову было предложено остаться сверхштатным (без оплаты и жилья) лаборантом при университете, на что он без колебаний согласился, по-прежнему живя на средства, заработанные частными уроками и переводами.

Первично обработав свои сборы растений и сделав сообщения о результатах исследований на Кавказе в Обществе естествоиспытателей и Обществе садоводства (Одесса), зимой 1890—1891 гг. Н. М. Альбов отправился в Киев, где под руководством профессора И. Ф. Шмальгаузена определил свои коллекции и подготовил первые публикации.

Последующие 2 года Н. М. Альбов продолжал работы в Абхазии, а также исследовал флору и растительность Понтийского хребта. Скромное участие в финансировании этих работ принимали Новороссийское общество естествоиспытателей и Министерство государственных имуществ на Кавказе (уполномоченный Я. С. Медведев). В перерывах — кропотливая работа над коллекциями и очередными рукописями и острая материальная нужда. Когда Н. М. заболел тифом, то содержался в больнице за счет университета, а затем вынужден был некоторое время жить на скромные средства отца — ветерана двух войн.

В ноябре 1892 г. Н. М. Альбов приезжает в Петербург для работы в Гербарии Императорского ботанического сада. Здесь он сделал два важных доклада: в Этнографическом отделе Императорского географического общества — об этнографических наблюдениях в Абхазии; в Ботаническом отделении С.-Петербургского общества естествоиспытателей — об итогах своих ботанических изысканий в Абхазии. В последней работе на основании изолированного систематического положения некоторых видов растений, особенно эндемичных, он сделал вывод о древних связях флоры Абхазии с флорами горных систем Евразии и Африки, о тропических корнях некоторых ее представителей, что также является показателем древности флоры Абхазии. Здесь за 5 лет работы Н. М. Альбовым было собрано около 1300 видов растений и определено 1000 видов, среди которых множество новых и уникальных. Отмечены им в докладе и характерные особенности богатой лесной растительности Абхазии, обладающей влажным и теплым

климатом; впервые подчеркнуты богатство и особенности субальпийской и альпийской флоры, обособленность скальной флоры и флоры известняковых хребтов.

Анализируя публикации Н. М. Альбова за этот период, можно видеть, насколько широк был диапазон его знаний и интересов. Данные о геологии и климате районов исследований, о состоянии садоводства (виноградарства и цитрусоводства), вопросы интродукции растений, моменты истории и этнографии края, получившие отражение в его работах, до сих пор остаются важными первоисточниками.

С целью дальнейшей работы по анализу флоры Абхазии Н. М. Альбов по рекомендации Я. С. Медведева и на средства Новороссийского университета в феврале 1893 г. отправляется в Швейцарию для работы в Гербарии Буасье — «самом лучшем в мире собрании растений Востока», расположенном в местечке Шамбези близ Женевы (см. рисунок).

Н. М. Альбов был первым русским ученым, попавшим в этот крупнейший ботанический центр Европы. Сначала к «высокому, сутуловатому и неловкому» молодому человеку отнеслись настороженно, но буквально за несколько дней своей эрудицией и трудолюбием он снискал симпатии и уважение женевских ботаников. Особый интерес вызвали его замечательные коллекции с далекого Кавказа. Ему были созданы все условия для работы. Не надо было думать об уроках и переводах, и он с упоением просиживал за определением растений до утра. Владелец Гербария Буасье W. Barbey предложил ему публиковать описания новых видов в Бюллетенях Гербария, чем Н. М. Альбов воспользовался с большой охотой и благодарностью, назвав самые красивые из них — *Psephellus barbeyi* и *Crocus autranii* — в честь его и смотрителя гербария профессора E. Autran.

Достойно оценив Н. М. Альбова как опытного ботаника-путешественника, W. Barbey взялся финансировать очередную его экспедицию на Кавказ. Кроме того, Н. М. Альбов получил заказ на сбор растений для личного гербария Drake del Castillo из Парижа. Одновременно Тифлисский ботанический сад, которым тогда руководил известный дендролог, кавказовед Я. С. Медведев, поручает исследователю сборы растений, ставшие основой для создания Кавказского Гербария в Тифлисе. Такое субсидирование дало возможность Н. М. Альбову провести в 1893 г. задуманные им исследования в районах, смежных с Абхазией, и интенсивно работать с мая по октябрь. Особенно его интересовали причины различия флор известняковых и неизвестняковых гор, на что он обратил внимание, начав изучать флору Абхазии. В этом сезоне он сделал «пробег по всему Западному Закавказью... на всем протяжении этой страны», включая Аджарию, Гурию, Мингрелию, Самурзакань, Абхазию и Черноморский округ. Нередко ему приходилось нести на себе экспедиционное снаряжение. Приступы малярии заставляли иногда прерывать работу, но, поправившись, он снова поднимался в горы. Исследованиями на этот раз были охвачены все известняковые массивы — от Фишта и Оштена до Асхи. Уже в конце октября на заседании Кавказского отдела Географического общества в Тифлисе Н. М. Альбов сделал доклад о флоре известняковых гор и наличии в ее составе большого числа эндемичных видов, приведя одновременно множество важных географических и этнографических данных. По возвращении в Женеву он выступил с подобными докладами в Обществе защиты растений и в Альпийском клубе, что было воспринято с большим интересом и удовлетворением. Одновременно шла интенсивная работа над «Материалами для флоры Колхиды».

Летом 1894 г. французские ботаники и Кавказский отдел Географического общества вновь субсидировали поездку Н. М. Альбова на Кавказ, целью которой было обследование тех известняковых гор, где ему не удалось сделать сборы в прошлые сезоны. В результате Н. М. окончательно убедился в исключительной оригинальности флоры известняков Западного Закавказья. «Эти последние, — писал он, — сохранили массу представителей флоры прежних геологических эпох».

В составе этой флоры оказалось много эндемичных, описанных им же видов, бо́льшая часть которых приходится на известняки Абхазии. Среди новых находок особенно порадовала исследователя *Campanula mirabilis* — «царица абхазской флоры». Это замечательное растение он воспринял как вознаграждение за свои путешествия по самым диким горным урочищам, где не ступала нога европейца. «Его изолированное положение в роде *Campanula*, — подчеркивал Н. М. Альбов, — заставляет нас думать, что это — живой свидетель чрезвычайно древней флоры, угасшей давно в других местах земного шара».

В конце 1894 г. Н. М. Альбов опять в Женеве, куда он попал, предприняв поездку через юг Франции, чтобы вместе с профессором A. F. Marion посетить известного палеонтолога G. de Saporta, с которым находился в переписке. Он привез ему в подарок гербарий тех редких древесных растений Западного Закавказья, которые могли произрастать в древние времена и на юге Франции. После беседы пожилой ученый проникся к Н. М. Альбову таким глубоким расположением, что при расставании обнял его.

Дальнейшая обработка своих богатых коллекций в Гербарии Буасье давала возможность Н. М. Альбову через каждые 2—3 дня описывать новый вид растений. Он выступал в различных обществах Женевы с докладами о природе и жизни загадочной Колхиды, выезжал в Париж и Лондон (Гербарий Кью), где работал в библиотеках и налаживал научные связи. Но, главное, им в этот период в основном завершаются такие важные монографии, как «Материалы для флоры Колхиды» и «Очерк растительности Колхиды» (последнюю он писал по просьбе основателя отечественной школы географов, профессора Д. Н. Анучина). Эти две работы, дополняющие друг друга, до сегодняшнего дня являются классическими источниками для всех, кто занимается изучением флоры Кавказа, и особенно Колхиды. В них приведен список 1115 видов растений и дан анализ флоры по географическим элементам, охарактеризованы связи и корни их происхождения, отмечается значительный эндемизм, причиной которого являются особые географические условия этой страны. Именно эти работы явились результатом его 7-летних скитаний по труднодоступным горам, в любую погоду, с минимумом снаряжения, с 1—2 проводниками, а иногда и в одиночку; нередко — впроголодь, борясь с приступами лихорадки. Поэтому неприятное удивление вызывают утверждения В. И. Липского о скудности и низком качестве сборов Н. М. Альбова. Тем временем президент Ботанического общества в Женеве C. De Candolle поздравлял его с оригинальными и интересными сборами растений и со связанными с ними замечательными открытиями. Именно тогда Н. М. Альбов был избран членом-корреспондентом этого общества, что являлось большой честью для иностранца.

Работы на Кавказе в основном были закончены. Все эти годы Альбов жил на экспедиционные и командировочные средства различных обществ, заинтересованных его сборами растений в труднодоступных местах. Ученый очень хотел обосноваться в Абхазии, климат которой благоприятствовал его здоровью, но сделать этого не удалось. Самолюбие не позволило ему обзавестись семьей из-за отсутствия постоянного заработка и места жительства. В итоге Н. М. решил попытать счастья в Южной Америке, воспользовавшись тем, что несколько европейских научных учреждений и частных лиц предложили ему провести там сбор гербария. К сожалению, ни у одного российского научного учреждения не возникло желания заказать ему соответствующие сборы и субсидировать поездку. «Разумеется, — писал с горечью своим родным Н. М. Альбов, — я несколько рискую, пускаясь в такую даль, в страну, где у меня нет ни друзей, ни знакомых, но что же делать? Не рискуя, ничего не получишь». И в другом письме: «Я равнодушен. Мне не жаль покинуть Европу... Мое дорогое — там в России... Вернусь ли я когда-нибудь в горы счастливой Абхазии...».

В конце октября 1895 г. Н. М. Альбов прибыл в Буэнос-Айрес и уже через несколько дней получил вакантное место ботаника при Музее Ла-Платы. Он с

радостью сообщает домой: «Я стал здесь, на американской почве, совершенно твердыми ногами... Музей — огромное учреждение, подобного которому я не видел даже в Европе...». Его работа началась с создания ботанического отдела и организации первой для него на американской земле экспедиции в горы Сьерра-Вентона. Результаты экспедиции были сразу же опубликованы. В январе 1896 г., когда он был «на пути в Огненную Землю», его избирают в России действительным членом Императорского общества естествознания, антропологии и этнографии, президентом которого был Д. Н. Анучин, высоко ценивший Н. М. Альбова как замечательного путешественника и естествоиспытателя с широким кругом научных интересов.

На Огненной Земле за 2 с лишним месяца ученый собрал около 3000 экземпляров растений. Здесь ему пригодился кавказский опыт обследования мест, которые не посещал до него ни один натуралист. Он не расставался со своей буркой, кинжалом, хурджином и чайником, а на привалах по-прежнему варил абхазскую абысту (кашу из кукурузной муки). Но здесь ему труднее было находить проводников, соглашавшихся сопровождать его в труднодоступные места.

Для исчерпывающей обработки материалов экспедиции Н. М. Альбов отправился в Кордову (Аргентина), где наладил связи с местными ботаниками и работал в библиотеке. До сентября того же года он опубликовал ряд статей (в том числе в соавторстве с F. Kurtz) о флоре Огненной Земли, а в сентябре провел первую конференцию в Музее Ла-Платы, где выступил с докладом о природе Огненной Земли, на острова которой он стремился еще в детских мечтах. Затем он совершил путешествие в северные провинции Аргентины и в Парагвай, где сделал сборы тропической флоры. В январе 1897 г. направился в южную часть Кордильер в составе «Комиссии по разграничению с Чили». Вскоре, однако, он вернулся в Ла-Плату, где увлеченно стал работать дни и ночи над монографией о флоре Огненной Земли, кутаясь в старенькую бурку (температура в комнате не превышала +10 °C) и превозмогая с помощью хинина приступы лихорадки. Работа эта явилась последним его обобщающим трудом, в котором был дан анализ огнеземельской флоры, определено ее положение среди циркумантарктических флор южных оконечностей материков и островов. Сделан вывод о ее самостоятельности и в то же время об ее древних родственных связях с австралийско-новозеландской флорой. Одновременно Н. М. Альбов готовил и французский перевод работы. Спасаясь от переутомления, он предпринял небольшое путешествие в Монтевидео и его окрестности. Однако это уже не помогло, организм не выдержал, и Н. М. Альбов 6 декабря 1897 г. скончался от «нервного удара». Его могила находится на кладбище Ла-Платы.

В одном из своих писем домой Н. М. Альбов писал: «Я скитаюсь, это правда, ... но везде оставляю за собой настоящий след — „на песках времени...“. Этот след не пропадет даром». Действительно, несмотря на очень короткую жизнь в науке, ученый оставил в ней глубокий след, который время не в силах стереть. Значимость его работ о флорах Колхиды и Огненной Земли только усиливается новыми исследованиями, подтверждающими и укрепляющими его выводы об особой оригинальности и древности флор этих уникальных по своей природе стран. Собранные им гербарные материалы бережно хранятся в Гербарии Буасье и других хранилищах Европы и Южной Америки, в Ленинграде и Киеве. Они стали фундаментом Кавказского гербария Тбилисского института ботаники. На земле Абхазии, которую ученый так любил и помнил в своих дальних странствиях, достойным памятником ему является созданный в Сухумском ботаническом саду Гербарий колхидской флоры; ему посвящена «Флора Абхазии» А. А. Колаковского. В знак благодарной памяти этого самоотверженного подвижника ботанической науки его имя присвоено многим растениям, открытым позже в этих уголках Земли. А его *Campanula mirabilis* Albov красовалась рядом с таким же архаиком *Ostrowskia magnifica* Regel на эмблеме Международного ботанического конгресса, проходившего в Ленинграде в 1975 г.

1891. Абхазские папоротники // Зап. Новороссийского общества естествоиспытателей. Т. 16. № 1. С. 97—106.

Описание новых видов растений, найденных в Абхазии в 1889—1890 гг. // Отчет и труды Одесского отд. Российского общества садоводства за 1890 г. Одесса. С. 94—112.

1892. Леса Абхазии // Зап. Императорского общества сельского хозяйства Южной России. № 4. С. 37—53.

Об апельсинных и лимонных плантациях в Лазистане // Там же. № 3. С. 86—88.

Состояние садоводства в Абхазии // Там же. № 3. С. 67—85.

The Western Caucasus and its Flora // The Gardeners' Chronicle. Vol. 11 (3-d ser.). N 280 (Saturday, May 7). P. 585—586. Concl. N 283 (Saturday, May 28). P. 686.

1893. Ботаническая экскурсия в Лазистан // Зап. Кавказского отд. ИРГО. Т. 15. С. 158—165.

Два новых рода для флоры Кавказа (*Rhamphicarpa* и *Dioscorea*) // Тр. С.-Петербургского бот. сада. Т. 12. № 9. С. 435—443.

Из Абхазии (состояние лесов) // Русское лесное дело. № 11. С. 496-502.

Отчет о ботанических исследованиях Абхазии за 1890 г. // Зап. Кавказского отд. ИРГО. Т. 15. С. 166—187.

Результаты ботанических исследований Абхазии // Тр. С.-Петербургского общества естествоиспытателей. Отд. ботаники. Т. 13. С. 65—99.

Список растений, собранных в Трапезондском вилайете в 1891 г. // Тр. С.-Петербургского бот. сада. Т. 8. № 8. С. 3—14.

Этнографические наблюдения в Абхазии // Живая старина. № 3. С. 297—329.

Contributions à la flore de la Transcaucasie: Plantes nouvelles, rares ou peu cannues, trouvées en Abchasie de 1889 à 1892 // Bul. de l'Herbier Boissier. T. 1. N 5. P. 237—268.

1894. Ботанико-географические исследования в Западном Закавказье в 1893 г. (Наблюдения над флорой известняков) // Зап. Кавказского отд. ИРГО. Т. 16. С. 115—158.

Nouvelles contributions à la flore de la Transcaucasie: *Campanula* novae Caucasicae // Bul. de l'Herbier Boissier. T. 2. N 2. P. 114—118.

Nouvelles contributions à la flore de la Transcaucasie: Quelques plantes nouvelles du Caucase // Там же. Т. 2. N 4. P. 247—258.

Nouvelles contributions à la flore de la Transcaucasie: Quelques plantes nouvelles du Caucase // Там же. Т. 2. N 7. P. 448—455.

Nouvelles contributions à la flore de la Transcaucasie: Quelques plantes nouvelles du Caucase // Там же. Т. 2. N 9. P. 639—641.

1895. Материалы для флоры Колхиды // Тр. Тифлисского бот. сада. Первое приложение. Вып. 1. Тифлис—Женева. С. I—XXVI; 1—228.

Dans les coins perdus Caucase. Souvenires d'un voyage au Caucase fait en 1894 // Suppl. à L'Echo des Alpes. Septembre. P. 1—34.

La flore alpine des calcaires de la Transcaucasie Occidentale // Bul. de l'Herbier Boissier. T. 3. N 7. P. 512—538.

La nature de la Transcaucasie Occidentale // Bul. de l'Association pour la protection des plantes. T. 3. N 13. P. 64—70.

Nouvelles contributions à la flore de la Transcaucasie: Quelques plantes nouvelles du Caucase // Bul. de l'Herbier Boissier. T. 3. N 3. P. 89—96.

Nouvelles contributions à la flore de la Transcaucasie: Une nouvelle *Campanule* remarquable, une nouvelle *Gentiane* remarquable, une nouveau genre d'Ombellifères, une nouvelle espèce de *Trapa* // Там же. Т. 3. N 5. P. 228—239.

Rapport préliminaire sur une excursion botanique dans la Sierra de la Ventana // Revista del Museo de La-Plata. T. 7. P. 181—187.

1896. Ботанико-географические исследования в Западном Закавказье в 1894 г. // Зап. Кавказского отд. ИРГО. Т. 18. С. 50—80.

Очерк растительности Колхиды // Землеведение. Т. 3. Кн. 1. С. 1—78.

Путешествие в Черноморских горах в 1894 г. Дневник путешествия в Черкесию и Абхазию // Зап. Кавказского отд. ИРГО. Т. 18. С. 17—49.

Contributions à la flore de la Terre de Feu. I. Observations sur la vegetation du canal de Beagle // Revista del Museo de La-Plata. T. 7. P. 277-309.

Contributions à la flore de la Terre de Feu. II. Enumeration des plantes du canal de Beagle et de quelques autres endroits de la Terre de Feu // Там же. P. 353—402 (в соавт. с F. Kurtz).

1899. В заброшенных углах Кавказа. (Воспоминания о путешествии по Кавказу в 1894 году) // Землеведение. Т. 6. Кн. 1—2. С. 17—38.

Заметки о флоре Огненной Земли // Там же. С. 184—212.

Из заграничных писем Н. М. Альбова (Из Западной Европы и Южной Америки) // Там же. С. 39—169.

Природа Огненной Земли // Там же. С. 170—188.

1902. Essai de la Flore raissonnée de la Terre de Feu // Annales del Museo de La-Plata. Seccion botanica 1. P. 1—85. + XXIII. (Посмертное издание с портретом).

1903. Опыт сравнительного изучения флоры Огненной Земли // Землеведение. Т. 10. Кн. 4. Приложение 2. С. 1—126.

1925. В заброшенных уголках Кавказа. (Воспоминания о путешествии по Кавказу в 1894 г.) // В. А. Федченко, В. Л. Некрасов. Ботанико-географический сборник (Растительность СССР). Л.,. С. 95—102.

З. И. Адзинба

Сухумский ботанический сад
АН Республики Грузия

Получено 26 III 1991

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 002.01 : 581.9

Med-Checklist. A critical inventory of vascular plants of the circum-mediterranean countries / W. Greuter, H. M. Burdet, G. Long. Geneve; Berlin: OPTIMA, 1984. Vol. 1. Pteridophyta (2-nd ed.), Gymnospermae, Dicotyledones (*Acanthaceae—Cneoraceae*). 430 p.; 1986. Vol. 3. Dicotyledones (*Convolvulaceae—Labiatae*). 525 p.; 1989. Vol. 4. Dicotyledones (*Lauraceae—Rhamnaceae*). 587 p.

(Критический список сосудистых растений Средиземноморских стран / В. Грейтер, Э. Бюрде, Г. Лонг. Женева; Берлин: OPTIMA, 1984. Т. 1. 430 с.; 1986. Т. 3. 525 с.; 1989. Т. 4. 587 с.)

E. Ts. GABRIELIAN. (*A REVIEW*). MED-CHECKLIST. 1984. VOL. 1; 1986. VOL. 3; 1989. VOL. 4

Выход в свет каждого тома этого фундаментального издания — событие в ботаническом мире, так как в различных странах Средиземноморской области обитает около 20 тыс. видов, что составляет примерно 8% всех сосудистых растений земного шара. Многие из них являются эндемиками или чрезвычайно редкими исчезающими видами, растущими в местах, сильно страдающих от нашествия туристов.

Благодаря необычайному разнообразию климатических и экологических факторов Средиземноморье в целом, особенно такие страны, как Испания, Греция и др., флористически необыкновенно богаты. Эндемизм в них колеблется от 15 до 60%. Здесь встречаются узкие палеоэндемики реликтового происхождения или виды с дизъюнктивным ареалом, клинальные серии или множество неоэндемиков. Этот регион издревле является одним из основных центров развития сельского хозяйства и интенсивного окультуривания полезных растений. Кроме того, здесь находятся центры видообразования большого числа групп растений, особенно из семейств бобовых, сложноцветных, губоцветных, зонтичных, крестоцветных, гвоздичных и многих других. Вполне обоснованно бассейн Средиземного моря с прилегающими странами считается огромной естественной лабораторией по исследованию различных эволюционных вопросов.

Благодаря энтузиазму проф. W. Creuter и его ближайших коллег была создана международная научная Организация по фитотаксономическим исследованиям Средиземноморской области (OPTIMA), которая является отделением Международной ассоциации систематиков растений (IAPT). Научные интересы OPTIMA касаются всех стран и регионов Средиземноморской области в широком смысле.

Одной из основных научных программ этой Организации является создание критического списка сосудистых растений Средиземноморья (Med-Checklist). Это многотомное фундаментальное издание, скромно названное «Критическим списком», настолько информативно, что фактически вполне заменяет обычную «Флору». Для удобства высшие таксоны авторами приняты в объеме 12-го издания энглеровского «Syllabus»: папоротникообразные, голосеменные, двудольные, однодольные. Внутри этих 4 групп даются по алфавиту семейства, роды, внутри рода — виды или виды-агрегаты, в последних — виды-сегрегаты и в видах, если есть, — подвиды. Приводятся основная литература, синонимика, особыми симво-

лами обозначены эндемики, ксенофиты, адвентики, натурализованные виды и т. д. Исследованием охвачены все страны, имеющие выход в Средиземное море, а также Португалия, Болгария, Крым и Иордания. Вся эта огромная территория разделена на 27 регионов, обозначенных двубуквенной символикой, например AE — East Aegean Islands (Восточно-Эгейские острова), Ag — Algeria (Алжир). Для европейской части Средиземноморья использована аббревиатура, принятая во «Flora Europaea» за исключением о-ва Мальта (Me), который выделен в отдельный регион из Сицилии. На форзацах изображена карта охваченной списком области со всеми 27 регионами. Для большего удобства имеется еще небольшой вкладыш с такой же, но миниатюрной картой и объяснением всей имеющейся в томе аббревиатуры.

В предисловии излагаются история создания этого коллективного труда, таксономический и географический охват материала, статус различных таксонов, приведены литературные источники, цитация авторов, источники валидизации и многое другое.

В 1-й том включены 13 семейств из папоротникообразных (1-е изд. «Med-Checklist. 1. Pteridophyta» вышло отдельным выпуском еще в 1981 г.), 4 семейства из голосеменных и 31 семейство из двудольных (*Acanthaceae — Cneoraceae*): *Acanthaceae, Aceraceae, Adoxaceae, Aizoaceae, Amaranthaceae, Anacardiaceae, Apocynaceae, Aquifoliaceae, Araliaceae, Aristolochiaceae, Asclepiadaceae, Balsaminaceae, Basellaceae, Berberidaceae, Betulaceae, Bignoniaceae, Boraginaceae, Buddlejaceae, Burseraceae, Buxaceae, Cactaceae, Callitrichaceae, Campanulaceae, Capparaceae, Caprifoliaceae, Caryophyllaceae, Celastraceae, Ceratophyllaceae, Chenopodiaceae, Cistaceae, Cneoraceae.*

Во 2-й том, который находится в печати и, по всей вероятности, выйдет в свет в 1992 г., войдет только 1 огромное семейство сложноцветных, весьма широко представленное в Средиземноморье.

В 3-й том включено 30 семейств: *Convolvulaceae, Coriariaceae, Cornaceae, Crassulaceae, Cruciferae, Cucurbitaceae, Cynomoriaceae, Datiscaceae, Dipsacaceae, Droseraceae, Ebenaceae, Elaeagnaceae, Elatinaceae, Empetraceae, Ericaceae, Euphorbiaceae, Fagaceae, Frankeniaceae, Gentianaceae, Geraniaceae, Gesneriaceae, Globulariaceae, Guttiferae, Haloragaceae, Hamamelidaceae, Hippocastanaceae, Hippuridaceae, Hydrophyllaceae, Juglandaceae, Labiatae.*

В 4-м томе представлены 44 семейства (в числе которых такое обширное, как *Leguminosae*) с 264 родами и 4711 видами и подвидами.

В конце каждого тома помещено приложение, в котором приведены 64 основные «Флоры», опубликованные с 1867 по 1987 г., а также список новейшей литературы, где имеются какие-либо новинки по включенным в данный том семействам. Остается только отметить, что в 3-м томе рецензируемого издания приводится *Stubbendorfia subdidyma* N. Busch («Med-Checklist». Vol. 3 : 159). Исследуя типовой образец (LE) этого вида, В. Е. Аветисян установила, что его следует включить в секцию *Samerarioides* Boiss. рода *Isatis*, при этом ею предложена новая комбинация — *Isatis subdidyma* (N. Busch) V. Avet. 1982, Нов. сист. высш. раст. 19 : 107.

Предполагается, что издание всех 6 томов этого фундаментального труда будет завершено в 1998 г.

Э. Ц. Габриэлян

Институт ботаники
АН Республики Армения
Ереван

Получено 5 III 1991

УДК 019.941 : 002.01 : 581.9 © Бот. журн., 1991 г., т. 76, № 12

Р. В. Камелин. Флора Сырдарьинского Каратау. — Л.: Наука, 1990. 146 с. Т. 600 экз.

A. P. KHOKHRIAKOV. *R. V. KAMELIN.* FLORA OF THE SYR DARIA KARATAU. 1990

Наверное, не ошибусь, если скажу, что выход в свет монографий нашего известного ботанико-географа и систематика, знатока флоры Средней Азии и всего Древнего Средиземья Р. В. Камелина — всегда событие. Как и в предыдущих монографиях (Камелин, 1973, 1979), содержание рецензируемой книги значительно шире ее названия. Собственно, это и не «Флора», а анализ флоры Сырдарьинского Каратау, как справедливо пишет и сам автор в послесловии: «...работа по флоре Сырдарьинского Каратау, в которой основное место уделено показу возможностей исторической интерпретации различных биогеографических данных для целей районирования» (с. 117). Если быть совсем точным, то надо сказать, что монография посвящена главным образом вопросам флористического районирования Средней Азии, и флора Каратау являлась в этой книге своеобразной стартовой площадкой и в то же время финишем, поскольку заканчивается книга списком сосудистых растений Каратавского округа.

Даже начинается книга не с собственно Каратау (см. Введение, с. 3—8), а с обсуждения вопросов ботанического районирования. Здесь освещаются принципы геоботанического, флористического и ботанико-географического районирования, их преимущества и недостатки. И сразу хочу отметить, что это обсуждение не банально и не ординарно. Я пока не знаю другой работы (включая и учебные пособия), где бы с такой четкостью была показана разница между этими тремя подходами. В конце концов автор (Р. К.) склоняется к той мысли, что всякое районирование по ботаническим объектам — часть комплексного природного районирования и что флористические данные достаточно полно отражают его особенности: «Поэтому же и флористическое районирование по составу, оригинальности и общности флор — это элемент (и важный элемент) природного районирования» (с. 8). Полностью присоединяюсь к этому мнению.

Не буду подробно останавливаться на первых двух главах [1] книги — «Положение Сырдарьинского Каратау...» и «Природные условия и растительность» (с. 9—25), как на вполне описательных. Скажу только, что растительность Каратау охарактеризована достаточно подробно, и приведу главный вывод автора: «... основной горный пояс всего Каратау принципиально един. Каратау в целом — степной, кустарниково-степной и фриганоидный регион...» (с. 25).

Более подробно остановлюсь на следующей главе — «Анализ флоры» (с. 25—52). Традиционному систематическому анализу (перечислению ведущих семейств, родов, их отношениям) здесь отведено около 2 страниц, основное же внимание Р. К. уделено эндемикам (с. 27—38). Здесь перечислены все эндемичные виды и расы, подробно описаны 3 монотипных эндемичных рода (*Rhaphydophyton* Iljin, *Botschantzevia* Nabiev, *Pseudomarrubium* M. Pop.) и 2 субэндемичных (*Autumnalia* M. Pimen., *Kosopoljanskia* Korov.). Наконец, на с. 39—52 дается анализ генетических (по принадлежности к основным флороценотипам) элементов — шибляка (+ прошибляка), черно- и белолесья, гидрофитного, пестроцветного комплексов и более подробно пустынно-степного.

Если предыдущие главы насыщены фактическим материалом, то следующую — «Контрастные черты склада флоры» (с. 52—58) я назвал бы теоретической. Здесь автором высказаны очень важные теоретические положения, которые, несомненно, послужат дальнейшему прогрессу как отечественной, так и мировой флористики, а именно дана классификация флор по признаку эндемичности: флоры с богатым

---

[1] В книге ни главные, ни второстепенные разделы никак не названы, поэтому беру на себя смелость основные ее разделы обозначить как главы.

эндемизмом в большинстве таксонов (особенно ведущих) — поли- или сбалансированно-контрастные; флоры с хорошо развитым эндемизмом в одних группах при бедности и даже отсутствии других (вообще, а не только эндемичных) видов — контрастные; флоры с бедным эндемизмом или вообще без такового — монотонные. Никак не отрицая большой значимости этой классификации (напротив, всячески приветствуя ее), не могу все же не обратить внимания на то, что проще и понятнее (ближе к сущности дела) называть флоры первого типа не поликонтрастными (ибо в чем их контрастность?), а богато- или поли-эндемичными.

В этой же главе затронут еще один важный вопрос, ранее, как мне кажется, не привлекавший к себе внимания, — о так называемом «принципе недонасыщенности флор (биот) любых природных регионов Земли» (с. 56). Предложена и мера такой недонасыщенности: доля (в процентах) данной конкретной флоры от флоры вышестоящего хориона. Вот только какого ранга? Вряд ли правильно эту недонасыщенность исчислять по отношению ко всему флористическому царству или подцарству. Вполне естественно, что меньшая по площади фитохория будет содержать и меньшее число видов, чем более крупная. Несомненно, однако, и то, что такая недонасыщенность действительно имеет место.

В следующей главе — «Основные черты истории растительного покрова» (с. 58—69) рассматривается эта история начиная с мела—палеогена на фоне развития всей биоты Земли и на территории Средней Азии. Важнейшими факторами ее были усыхание Тетиса, поднятие гор и общая ксерофитизация климата. Из этого обзора Р. К. делает следующий основной вывод в отношении флоры Каратау: «... автохтонное преобразование ее древнесредиземноморского ядра и резкие перестройки флоры окружающих его равнин с реликтовым обособлением в нем ряда элементов этих флор, и проникновение некоторого числа элементов более удаленных горных флор...» (с. 69).

Предпоследняя глава книги «Положение Сырдарьинского Каратау в системе ботанико-географического районирования» (с. 69—107) — самая большая и самая насыщенная. В ней Р. К. не только развивает заявленную в заголовке тему, но и затрагивает общие вопросы флористического районирования Голарктиса и Древнего Средиземья.

Начнем с Голарктиса. В его понимание автор ничего нового не вносит, однако к его характеристике подходит несколько с иной, чем обычно, стороны, а именно перечисляет не все эндемичные для этого царства семейства, а только те, которые распространены более или менее широко, по всем основным его областям. Ранее я (Хохряков, 1989) предложил такие эндемичные таксоны называть интегральными (объединяющими). По автору, их в Голарктисе всего 7 — *Cannabaceae, Paeoniaceae, Diapensiaceae, Parnassiaceae, Adoxaceae, Butomaceae, Scheuchzeriaceae,* да еще 6, как я бы сказал, «сверхинтегральных» (т. е. несколько заходящих по горам в тропики) семейств — *Papaveraceae, Betulaceae, Empetraceae, Pyrolaceae, Aceraceae, Polemoniaceae.* Вероятно, можно не согласиться с включением в эти списки тех или иных семейств, однако правильность самого подхода — выделение из всей массы эндемиков прежде всего широко распространенных (интегральных) — представляется мне совершенно бесспорной. Еще одной важной чертой Голарктиса автор считает (в соответствии, видимо, с провозглашенным выше принципом «недонасыщенности» флор) отсутствие многих широко распространенных в других флористических царствах семейств. Это тоже мне представляется совершенно правильным. В результате характеристика Голарктиса, данная Р. К., получилась весьма неординарной и яркой.

На с. 71—74 Р. К. описывает Древнесредиземноморское подцарство и дает список эндемичных для него семейств, которых оказывается всего 2 — *Cynomoriaceae* и *Aphyllanthaceae*; к ним можно добавить еще 1 мелкое семейство (подсемейство) *Ixioliriaceae.* Однако интегральное из них лишь первое.

Aphyllanthaceae же характеризует собственно Средиземноморье, а *Ixioliriaceae* — так называемый «Ориент» (этот термин широко употребляется автором).

Однако в данной главе речь идет не столько о самом Древнесредиземноморском подцарстве, сколько о Голарктисе в целом, о расчленении его на 4 соподчиненных подцарства, выделенные автором: Древнесредиземноморское, Мадреанское (аналог предыдущего в Америке), Катазийское и Бореальное. Ну, что же, в конце концов каждый автор имеет право на свою собственную точку зрения. Однако если исходить из тех же посылок, что и Р. К., т. е. из признания аналогии в распределении основных фитохорий в Старом и Новом Свете, то признание в Старом Свете Катазийского подцарства требует признания в Новом аналогичного ему по зональному положению — Атлантическо-Аппалачского, или же не следует выделять ни того, ни другого подцарства, оставив за ними ранг областей (Тахтаджян, 1978). Правда, за выделение Катазийского подцарства свидетельствует большое число эндемичных семейств (автор насчитывает их 22), но интегральных из них едва ли 3 — *Cercidophyllaceae, Trapellaceae, Daphniphyllaceae.* В американском Атлантисе всего 2 эндемичных семейства — *Hydrastidaceae* и *Leitneriaceae*; таким образом, налицо явный перевес в пользу Катазии. Однако с ксерофильными подцарствами картина иная: если в Древнем Средиземье всего 3 и притом весьма сомнительных семейства, то в Соноре их 8 и среди них такие полновесные, как *Crossosomataceae, Lennoaceae, Fouqueriaceae.* Таким образом, если следовать принципам самого Р. К., то Атлантическое подцарство выделять нужно. Но что тогда делать с Бореальным подцарством, которое, видимо, остается без эндемичных семейств, если не считать таковым *Scheuchzeriaceae*?

Раздел «Ирано-Туранская, или Сахаро-Гобийская область» (с. 74—84) более тесно связан с проблемами Древнего Средиземья. Здесь обсуждаются различные варианты флористического подразделения, в том числе не так давно предложенный А. А. Колаковским (1978). Это, насколько я в курсе дела, первое сколько-нибудь подробное обсуждение оригинальных взглядов упомянутого автора, и с критикой их Р. К. я в принципе согласен. Однако, на мой взгляд, о «некоторой общности» объединяемых в Средиземногорную область территорий свидетельствуют не столько неморальные, мезофитно-лесные формы, сколько высокогорные аркто-альпийские. То, что высокогорные флоры Европы, Кавказа и Центральной Азии тесно связаны друг с другом, было ясно еще во времена А. Энглера и Л. Дильса, а связи между высокогорными флорами Центральной (Высокой) Азии, с одной стороны, и Берингии и Скалистых гор — с другой, все более выявляются в последнее время (Юрцев, 1966; Хохряков, 1977; Кожевников, 1983).

Собственное членение Древнего Средиземья Р. К. значительно отличается от общепринятого (Тахтаджян, 1978). Вместо 4 областей выделяются 3 — Макаронезийско-Средиземноморская (т. е. Макаронезийская и Средиземноморская области здесь просто соединяются), Переднеазиатская и Сахаро-Гобийская. Следовательно, сравнительно небольшая у А. Л. Тахтаджяна Сахаро-Аравийская область продолжена Р. К. до Гоби (и Тибета) и объединяет таким образом флору в основном равнинных территорий, а Переднеазиатская оказывается как бы включенной в нее, занимая только горные территории от Анатолии до Гималаев. Для внимательных читателей такое разделение Средиземья Камелиным не является неожиданным, так как оно представляет дальнейшее развитие его основополагающих идей, высказанных в первой монографии еще в 1973 г. и развитых в следующей (Камелин, 1979). Кстати, только в монографии 1979 г. имеется сколько-нибудь приличная карта с флористическими границами в Средней Азии. Отсутствие карт как в настоящей, так и в первой монографиях Камелина я считаю очень большим недостатком, значительно снижающим степень восприятия его в целом очень интересных мыслей.

В принципе же я вполне согласен с предложенным Р. К. флористическим районированием и считаю его достаточно обоснованным — по господству в Сахаро-Гобийской области таких семейств, как *Chenopodiaceae, Tamaricaceae,*

Zygophyllaceae, Cynomoriaceae, Nitrariaceae, Peganiaceae, Plumbaginaceae и др. К сожалению, такого же списка семейств, характерных для Переднеазиатской области, автор не дал, поэтому попробую привести его сам (для выяснения отличия от Сахаро-Гобийской области): *Cupressaceae, Ephedraceae, Ranunculaceae, Gentianaceae, Primulaceae, Scrophulariaceae.*

Не могу согласиться лишь с одной деталью предложенного Камелиным деления, а именно с отнесением Тибета к Сахаро-Гобийской области, так как, во-первых, это противоречит выбранному самим автором принципу разделения (равнинные территории — горные), а во-вторых, и это главное, не соответствует набору основных семейств, что вытекает уже из краткого обзора В. И. Грубова (1963). Возможно, конечно, что Тибет (с прилежащими частями Памира и других высокогорий) занимает в Переднеазиатской области особое положение на правах подобласти, но еще более он изолирован от Сахаро-Гобийской области.

Каратау, по Камелину, принадлежит к Переднеазиатской области, к ее восточной Туркестано-Пригималайской подобласти и Афгано-Туркестанской провинции, границы которой подробно описаны в следующем разделе «Афгано-Туркестанская провинция» (с. 84—88). Описание это, набранное петитом, занимает более 1 страницы, читать его страшно утомительно, и поэтому еще раз приходится вспомнить о необходимости публикации хотя бы минимального количества карт в такого рода изданиях, тем более что, как оказывается, приведенное описание не исчерпывает всей территории названной провинции, имеющей еще и несколько эксклавов в разных направлениях от Каратау (я насчитал их по крайней мере 7).

В следующем разделе «Яксаратская подпровинция» (с. 88—100) обосновывается разделение Афгано-Туркестанской провинции на 5 подпровинций, в том числе Яксаратскую, куда и относится Каратау. Обоснование это дается весьма солидно, главным образом исходя из предложенного самим автором коэффициента различия. Я не специалист в области математической флористики, поэтому не могу оценить это достижение Камелина в полной мере. Однако хотелось бы заметить, что и этот, и все прочие коэффициенты и математические методы, применяемые во флористике, в целом имеют один общий недостаток — они хорошо «работают» при уже определенных границах фитохорий, но сами эти границы показать не в силах, а ведь именно от правильности проведения этих границ и зависят в конце концов сравниваемые списки растений, подвергаемые математической обработке. По моему мнению, никакая математика не в силах заменить живого восприятия исследователя, его опыта и интуиции.

По этой причине раздел «Округа Яксаратской подпровинции (и Западного Тянь-Шаня)» (с. 100—116), сопровождаемый обширными списками эндемиков тех или иных округов, кажется мне обоснованным гораздо солиднее, чем предыдущий. Округа эти следующие: Чу-Илийский, Киргизский, Каратавский, Западнотяньшанский и Ферганский. Списки эндемиков Каратау были приведены выше (с. 29—37), в данном же разделе эндемики перечисляются для округов Ферганского, Угамо-Чаткальского (или Юго-западнотяньшанского), Киргизского, Моголтау-Кураминского.

То, что список эндемиков (предварительный), приведен для этого последнего округа, хотя он и не отнесен автором к Яксаратской подпровинции, конечно, не беда. Беда в том, что нет списка эндемиков для Чу-Илийского округа, хотя именно он обладает таким своеобразным эндемичным родом, как *Niedzwedzkia* B. Fedtsch., и своеобразным видом жимолости *Lonicera iliensis* Pojark. Вызывают недоумение и постоянные колебания при наименовании подпровинции, занимающей территорию Западного Тянь-Шаня: это то Западно-тяньшанская, то Юго-западнотяньшанская, то Угамо-Чаткальская.

В заключение констатирую: несмотря на некоторые недоработки (вполне естественные в такой насыщенной фактами и мыслями монографии), рецензируемая работа Камелина, несомненно, найдет своего читателя. Она инте-

ресна не только для ботаников Средней Азии, но и для ботанико-географов всей страны, особенно работающих в южных регионах СССР. Можно сказать смело, что она имеет мировое значение, так как затрагивает вопросы флорогенеза и флористического районирования обширной территории — от западных пределов Средиземноморья до Китая и Монголии. Более того, в ней обсуждаются важные вопросы, касающиеся всей нетропической части северного полушария, Голарктиса.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Грубов В. И. Ботанико-географическое районирование Центральной Азии // Растения Центральной Азии. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1963. Вып. 1. С. 10—69. — *Камелин Р. В.* Флорогенетический анализ естественной флоры горной Средней Азии. Л.: Наука, 1973. 356. с. — *Камелин Р. В.* Кухистанский округ горной Средней Азии. Л.: Наука, 1979. 117 с. — *Кожевников Ю. П.* Род *Stellaria* в Центральной Азии // Нов. сист. высш. раст. 1983. Т. 20. С. 94—106. — *Колаковский А. А.* Ботанико-географическое районирование Лавразии // Сообщ. АН ГССР. 1978. Т. 89. № 3. С. 673—676. — *Тахтаджян А. Л.* Флористические области Земли. Л.: Наука, 1978. 247 с. — *Хохряков А. П.* О белоцветковой купальнице Северо-Востока СССР // Нов. сист. высш. раст. 1977. Т. 14. С. 79—81. — *Хохряков А. П.* Анализ флоры Колымского нагорья. М.: Наука, 1989. 153 с. — *Юрцев Б. А.* Американско-азиатские степные связи и вопрос о древнем континентальном элементе арктических и высокогорных флор Северо-Востока Сибири // Растительность высокогорий и вопросы ее хозяйственного использования. М.; Л.: Наука, 1969. С. 60—68.

А. П. Хохряков

Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова

Получено 13 XII 1990

УДК 019.941 : 002.01 : 582.594.2

М. Г. Вахрамеева, Л. В. Денисова, С. В. Никитина, С. К. Самсонов. Орхидеи нашей страны. — М.: Наука, 1991. 223 с. Т. 29 000 экз. Ц. 3 р.

L. V. AVERYANOV. *M. G. VAKHRAMEEVA, L. V. DENISOVA, S. V. NIKITINA, S. K. SAMSONOV.* ORCHIDS OF OUR COUNTRY. 1991

Интерес к орхидным во всем мире сейчас постоянно растет, отражением чего является огромное число появляющихся преимущественно зарубежных научных и научно-популярных изданий, посвященных этим растениям. Велика потребность в такой литературе и у нас в стране, из-за чего вопрос о ее качестве нередко уходит на второй план.

Только что вышедшая массовым тиражом книга группы московских авторов «Орхидеи нашей страны» имеет объем 223 стр. и состоит из 8 глав, предисловия и заключения. Около 2/3 ее объема занимает последняя глава, содержащая описания видов. Приводится много рисунков и цветных фотографий. Редакторами являются Ю. Е. Алексеев (ответственный редактор) и Г. П. Панова (редактор издательства).

Согласно аннотации, нам предлагается «характеристика в с е х[1] видов орхидей, растущих на территории нашей страны» (с. 2), однако в книгу почему-то не включены такие виды орхидных, как *Epipactis persica* (Soó) Nannfeldt из Армении, *Lysiella nevskii* Aver. с границы Казахстана и Киргизии, *Liparis krameri* Franch. et Savat. с Дальнего Востока, эндемичные среднеазиатские пальцекорники *Dactylorhiza baldshuanica* Czerniak., *D. kulikalonica* Czerniak., *D. czerniakowskae* Aver., встречающиеся преимущественно в Таджикистане, и некоторые другие. Может быть, поэтому на с. 84 оговаривается, что книга включает в себя описания «п о ч т и в с е х видов орхидных, встречающихся на территории нашей страны».

[1] Здесь и далее разрядка наша.

В предисловии прослеживается желание авторов завладеть вниманием читателя в ущерб научной достоверности. Например, С. К. Самсонов пишет: «Орхидеи. Несколько вольный перевод этого слова на русский язык звучит примерно так: произошедшие от бога». Но это попросту неверно, поскольку из любого учебника ботаники известно, что название орхидных происходит от греческого слова *ορχιζ*, обозначающего семенники (тестикулы) человека и некоторых млекопитающих. Русское же название семейства — «ятрышниковые» происходит от древнеславянского слова «ятро», которым обозначались почки или иные парные внутренние органы животных округлой формы. В общих чертах это вроде бы известно другим авторам (с. 68), но излагается как-то очень туманно. Далее, в предисловии (с. 3) авторы сообщают, что орхидные — «второе по численности семейство среди покрытосеменных растений», в то время как, по современным данным, это семейство по числу видов отчетливо выходит на первое место во всем мире растений. Наконец, вот как подается информация о том, что книга посвящена проблемам «ботаники, экологии» (с. 2): «Много различных трудностей приходится преодолевать нашим красавицам на всех этапах жизни, и особенно в стремлении продолжить свой род»; «Сокровенные тайны их бытия раскрываются на страницах этой книги» (с. 5)

В основном тексте прежде всего обращает на себя внимание огромное количество фактических ошибок во всех главах.

Например, С. В. Никитина в 1-й главе считает, что цветки рода офрис имитируют бабочек и комаров (с. 7), а колонка цветка лишена клювика (из чего же тогда образуются кармашек и прилипальца?); что среди орхидных нет одревесневающих форм (с. 7); что побеги орхидных никогда не ветвятся (с. 8); что листья у представителей семейства всегда с цельными краями и дуговидно-параллельным жилкованием (с. 9); что в цветке орхидных имеется 3 или 2 срастающихся рыльца (с. 14), и пишет о многом другом, что совершенно не соответствует действительности. Для пояснения морфологии цветка используется очень неудачный рисунок (с. 13, рис. 4) из едва ли не самых старых отечественных учебников ботаники (при чем здесь ссылка на Хржановского, 1969?). На этом рисунке колонка цветка представителя типового подсемейства орхидных изображена абсолютно неверно. Автору главы не известно, что завязь является частью цветка (с. 15), что она у орхидных может быть 3-камерной (с. 15), а плод у видов семейства бывает мясистым или даже ягодовидным. Зато мы узнаём, что семена орхидных «совсем не содержат питательных веществ» (с. 15), что справедливо опровергается далее другим соавтором (с. 27).

Во 2-й главе, написанной Л. В. Денисовой, фактических ошибок несколько меньше. Отметим лишь неверное изложение распространения пальцекорника теневого (с. 24), незнание автором узкораспространенных орхидных Карпат и Казахстана да неточности в указании объема некоторых родов (с. 16, 17). Однако имеющиеся сведения по орхидным здесь как-то заслоняются обширными многословными географическими экскурсами с описанием «бесконечных просторов нашей Родины». Создается впечатление, что автору хочется поделиться с читателем всеми своими знаниями, не считаясь с темой книги. Это — данные о растительности разных природных зон (с. 18—19), размерах и протяженности Крыма (с. 21), природных условиях Средней Азии (с. 23), Сибири (с. 24), Дальнего Востока (с. 25) и т. д. Неоправданное «раздувание» объема книги, похоже, все же беспокоит автора, иначе зачем бы он просил у читателя «прощения за изложение столь общеизвестных сведений» (с. 19). Тем не менее читатель еще не раз будет встречаться с повторяющимися фразами про «обширность территории нашей страны» (с. 37, 39, 62, 215 и т. д.).

В 3-й и 4-й главах, написанных М. Г. Вахрамеевой (как, впрочем, и в других), поражает неумение авторов цитировать научную литературу (особенно обзоры). При этом многим исследователям приписываются вещи, которыми они сами никогда не занимались (с. 9, 11, 15, 17, 28 и далее), а сотрудник Ботаниче-

ского института им. В. Л. Комарова АН СССР В. Н. Гладкова (написавшая, кстати, безукоризненный обзор семейства орхидных для 6-го тома «Жизни растений»), авторами в результате стилистической погрешности вообще зачислена к числу ботаников XVI в. (с. 27, 28)! С завидным постоянством Вахрамеева вновь и вновь (4 раза!) объясняет читателю азбучную истину, что популяции состоят из молодых, взрослых и старых особей, а их соотношение меняется при ухудшении или улучшении условий обитания (с. 29, 30—32, 66). Кстати, утверждение автора (с. 32), что клубнеобразующие орхидные со временем закономерно стареют и в должный срок погибают естественной смертью, очень сомнительно. Как бы тогда веками существовали вегетативные линии сходных клубнеобразующих многолетников (например, культурные сорта гладиолуса или шафрана)? Едва ли в этом случае могли бы десятилетиями успешно культивироваться и многие орхидные, взятые из природных местообитаний уже во взрослом состоянии. Заметим при этом, что произвольно называть «клубнем» (с. 35), «корнеклубнем» (с. 36), «корневым клубнем» (с. 9, 10, рис. 1) или «клубнелуковицей» (с. 36) подземный орган ряда наших орхидных совершенно неверно. Это уникальное по своему строению и происхождению образование давно получило у орхидологов название стеблекорневого тубероида.

Автор этих 2 глав плохо представляет себе, что же такое микориза орхидных. Мы не узна́ем от него, в чем разница между экто- и эндотрофной микоризой, какой тип микоризы наиболее характерен для орхидных, в каких формах он реализуется, что такое пелотон и птиосомы, где они образуются и перевариваются. Не узна́ем мы от автора и того, что для большинства грибов-микоризообразователей из формального рода *Rhizoctonia* уже давно получены совершенные стадии, оказавшиеся хорошо известными представителями базидиальных грибов. Между прочим, орхидеи не повреждаются большинством фитопатогенных грибов (с. 45) именно потому, что вступают с ними в симбиоз и обладают уникальными физиологическими и гистологическими структурами, обеспечивающими контроль за развитием эндофита. Асимбиотическая же культура орхидных, приносящая миллионные прибыли садоводам развитых стран, для авторов «имеет строго теоретический интерес» (с. 43).

В 5-й главе мы опять встречаемся с описанием цветка орхидных, но уже с новыми неточностями и ошибками (с. 49; ср. с текстом на с. 13—15). На этот раз не повезло клювику, который никак не может «находиться между пыльниками» (с. 49), потому что образуется только у однотычинковых орхидных и, строго говоря, очень редко «представляет собой мешочек, в котором находятся липкие подушечки поллинариев» (из всех орхидных только у представителей подтрибы *Orchidinae*). Отметим здесь же, что образуется клювик не всей медианной долей рыльца (с. 48), а лишь ее верхушкой. Наперекор почти всем современным орхидологам автор считает. что «семейство орхидных появилось одним из последних в растительном мире нашей планеты» (с. 57): «Об этом свидетельствует та легкость, с которой они (орхидные) образуют гибриды». Однако общеизвестно, что и голосеменные, и папоротники гибридизируют нередко столь же легко, как и орхидные, а возникли определенно очень давно. При должном редактировании главу 5 пришлось бы переписать заново, сократив почти наполовину. Здесь особенно много повторов. Виды открытых мест обитания (например, пальцекорник Траунштейнера) здесь отнесены к лесным видам (с. 58), типично лесные виды (пальцекорник Фукса, любка двулистная), согласно утверждениям авторов, «встречаются на полностью открытых местах» (сравним для интереса данные по экологии любки, приведенные на с. 124!), а облигатно-ацидофильный вид пальцекорник пятнистый растет «с одинаковым успехом на кислых и щелочных почвах». Похоже, что авторы либо не видели этих растений в природе на всем протяжении их ареалов, либо просто не в состоянии их узнать. Никак не связано с темой книги объяснение терминов «патиент» (с. 62), «виолент» (с. 63), «эксплерент» (с. 64) и т. д.

В 2 предпоследних главах, написанных Л. В. Денисовой и С. В. Никитиной, приводятся совершенно устаревшие сведения об использовании орхидных: «в Японии при зубной боли жуют корни кремастры изменчивой», а «в Мексике едят псевдобульбы лелий, в Малайе предпочитают листву поводников, в восточноазиатских странах — пузатку» (с. 71). Называть «ценным пищевым растением» ваниль, добавляемую в минимальных количествах для отдушки пирогов или шоколада, тоже не совсем оправдано. Представление далее орхидных в качестве лекарственных растений (с. 70, 71) является так же бездоказательным, как и вредным, поскольку вызывает совершенно беспочвенный интерес к ним широкой публики, занимающейся самолечением. Но ведь авторы должны бы знать, что даже салеп, получаемый из подземных органов орхидных, исключен ныне из «Фармакопеи СССР» и в научной официальной медицине уже не используется (не столько из-за редкости сырья, сколько из-за низкой эффективности получаемого препарата).

Общее число видов орхидных (30 000), приводимое в 7-й главе, является, по современным данным, несколько завышенным. Утверждение авторов, что «непрерывно растет экспорт дикорастущих растений из девственных лесов обоих полушарий», основано на полной неосведомленности. Во-первых, девственных тропических лесов на Земле уже почти не осталось, во-вторых, экспорт растений природной флоры почти повсеместно в мире запрещен, а в ряде развитых стран запрещен и импорт редких растений, взятых из природы. Со ссылкой на себя же авторы сообщают нам, что пальцекорник бузинный в Эстонии «коллекционеры почти полностью уничтожили» (с. 78), хотя известно, что этот вид исчез здесь полностью почти 80 лет назад. На с. 81 авторы предлагают искать липарис Лезеля, «раздвигая траву», хотя эта орхидея в густых зарослях травы никогда не растет, а встречается на открытых (лишь иногда с редкими осоками) сфагновых болотах.

В описаниях видов (глава 8-я) прежде всего обращают на себя внимание ошибки в названиях. Это неправильное использование в качестве русского названия для *Leucorchis albida* кальки с латинского незаконного названия этого растения (с. 168); употребление однозначно неправильных названий *Platanthera camtschatica, Dactylorhiza sanasunitensis, D. triphylla*; написание русскими буквами латинских названий (с. 115). Очень много неточностей и ошибок при указании экологии видов (например, для *Anacamptis pyramidalis, Dactylorhiza russowii, Orchis militaris, O. pseudolaxiflora, Zeuxine strateumatica* и др.), распространения и объема родов (например, для родов *Cremastra, Dactylorhiza, Gymnadenia, Goodyera, Listera, Platanthera, Zeuxine* и др.), а также распространения видов (например, *Dactylorhiza russowii, D. sambucina, Goodyera repens, G. schlechtendaliana, Zeuxine strateumatica* и др.). Во многих случаях для иллюстрации орхидных авторами использованы очень неудачные рисунки (рис. 12, 18, 28, 34, 42, 58, 69, 70, 75, 84, 128), некоторые из них не соответствуют действительности (рис. 37, 66, 72, 73, 74, 106, 120). В диагнозах видов используется множество неприемлемых с ботанической точки зрения выражений. Лепестки и цветки у авторов то «вверх торчащие » (с. 172, 173), то «прямоторчащие» (с. 120), «вверх стоячие» (с. 120) или «торчащие в сторону» (с. 128), «соцветие яйцевидно-шаровое» (с. 187), стебель «усажен листьями» (с. 158), имеет «скученные листья» (с. 155, 194, 214), а иногда несет «супротивные листья» (с. 182), чего, как известно, у однодольных не бывает. И как только авторы не называют псевдобульбу орхидных: «стеблеклубни» (с. 11), «стеблевые клубни» (с. 121, 122, 123), «клубни стеблевого происхождения» (с. 133), «луковицеобразное утолщение» (с. 120, 122) и даже «наземное клубневидное образование» (с. 111). Растут орхидные на «мокрых берегах» (с. 149), «низинных лугах» (с. 151) или просто в «сырых местах» (с. 152). Завязь орхидных авторы называют произвольно то скрученной, то закрученной (интересно, в чем

разница?), а листья — «обратноланцетными» (с. 148). Интересно, где авторы усмотрели «веточки соцветия» на простом кистевидном соцветии дремликов (с. 106, 108)? Каким образом «соцветие распускается» (с. 49)? Что они имеют в виду, когда говорят о «приятно пахнущем растении» (с. 125)? Мало привлекательны термины авторов «воздушная засуха» (с. 72), «вселение растений» (с. 72), «жизненность популяции» (с. 92 и далее), «семенная продукция» (с. 124, 155, 162), «мелкопесчаные почвы» (с. 204, 210) и др. Плохо увязываются утверждения, что «большинство видов (примерно две трети) орхидных тяготеют к почвам, богатым известью» (с. 60), и вместе с тем «огромное большинство наших орхидей растет на почвах, бедных минеральными солями», ведь именно низкая кислотность почв способствует ускоренной минерализации. Загадочны утверждения авторов, что «расширение занятой территории происходит лишь с помощью семенного размножения» (с. 171), что «семена разносятся муссонными ветрами» (с. 174), что «виды орхидей сидят под землей» (?!) (с. 179), что орхидея *Orchis mascula* — монокарпик (?!) (с. 202), и многие другие. При описании морфологии орхидных авторы упорно называют верхушки органов «концами» (с. 124, 132 и далее), а треугольное — линейным (ср., например, описание и рисунок средней доли губы *Habenaria radiata,* приведенные на с. 164, 165). Завязь у некоторых видов представляется авторам «слабо скрученной» (с. 140, 141, 144, 145, 178, 182 и далее), хотя завязь у орхидных может быть либо прямой (не скрученной), либо скрученной ровно на 180°, когда губа оказывается направленной вниз. Это ведь только в представлении авторов рассматриваемой книги может оказаться, что губа цветка у *Serapias vomeracea* направлена вниз (рис. 93) при «прямой» завязи (с. 178). Не скручена завязь, по их мнению, и у *Hammarbya paludosa* (с. 190), хотя цветки этого вида являют собой хрестоматийный, уникальный в семействе пример скручивания завязи на 360°, когда губа в цветке вторично занимает вверх обращенное положение. Перечисленное свидетельствует о поразительной небрежности авторов в обращении с материалом.

Только по контексту можно догадаться, что имеют авторы в виду, когда говорят, что растения встречаются «на полном свету» (с. 177, 190, 194, 199, 204, 210, 213, 214 и др.), что они «собираются в качестве декоративного» (с. 156, 193, 200, 205, 206, 210 и далее).

При чтении основной главы очень утомительны бесконечные повторы родовых признаков, которые почти слово в слово повторяются в диагнозах видов 12 (*Platanthera*), 22 (*Dactylorhiza*) и даже 23 (!) раза (*Orchis*), но без чтения которых, по мнению С. К. Самсонова, «просто нельзя обойтись» (с. 215).

Заключение книги, кроме совершенно не относящихся к делу характеристики экосистем тундры, изложения проблем Байкала, Севана, Волги, Каспийского моря (с. 215), объяснения термина биогеоценоз (с. 216), почти целиком состоит из повторов сведений, уже не раз излагавшихся на страницах книги.

Определяющим все недостатки книги является почти полное незнание авторами современной и исключительно богатой мировой литературы по орхидным. Читателям предлагается произвольный и бессистемный (да еще и с ошибками) пересказ большей частью устаревших, а иногда и неверных сведений. Акцент делается на подробном изложении отрывочных малосущественных фактов, вроде того, как авторы наблюдали *Coeloglossum viride* в горах Кавказа (с. 62, 166) или как нитевидные доли губы *Comperia comperiana* «обвились вокруг стебля рядом растущего злака» (с. 166) и т. п. Из-за всего этого на фоне современной зарубежной научно-популярной литературы по орхидным рассматриваемая книга оставляет тягостное ощущение научной провинциальности и захолустья. Употребление же сверх всякой меры банальных эпитетов типа «героини нашего повествования» (с. 16), «зеленые друзья» (с. 77), «красавицы» (с. 5 и далее) только усиливает это впечатление, отнюдь не увеличивая популярности повествования.

Нельзя не остановиться на уникальной стилистике книги. Так, начало фразы часто противоречит ее концу: «там, где постоянно пасется скот, земля совершенно лишена травянистого покрова» (с. 82) и т. д. Лишены логики смысловые противопоставления типа «способен выдерживать слабый выпас и сенокошение, но длительное затопление водой не выносит» (с. 152). Очень неудачно указывается распространение растений: «За пределами СССР — Китай, Япония» (с. 166) или «Вне СССР — Япония, Китай, Индия» (с. 179). Иногда, по словам авторов, орхидеи могут прямо мистически «совсем исчезнуть и вновь появиться» (с. 172). Многие предложения непонятны вовсе: «Род бровник включает около 30 видов, распространенных в Европе и Азии, в СССР — единственный вид этого рода» (с. 92); «Экологическая амплитуда ее еще более широкая, чем у двулистной» (с. 125); «Клубни и развивающиеся на них надземные побеги одеты влагалищными листьями, число которых равно числу надземных побегов» (с. 138). Цитирование великого Дарвина не помогает авторам помнить о главной формообразующей силе живого мира. Неудивительно поэтому, что в их представлении «орхидеи так морфологически преобразовали цветок, что он приспособился к опылению определенными видами насекомых» (с. 47); «Героические усилия, прилагаемые орхидеями для сохранения своих цветков на радость всем нам, не могут не вызвать глубокого уважения». Примеров, подобных этим, в книге могло бы быть значительно меньше, если бы рецензенты и редакторы издания не утратили добросовестности, чувства ответственности или хотя бы элементарного уважения к своим прямым обязанностям. В определенном отношении книга «Орхидеи нашей страны», без сомнения, займет среди продукции издательства «Наука» уникальное положение.

Мы не стали бы публиковать эту заметку, если бы не надежда на то, что она поможет читателям оценить истинный уровень новой отечественной публикации по столь интересной теме, а ее создателям — объективно взглянуть на результат своего труда.

Л. В. Аверьянов

Ботанический институт им. В. Л. Комарова
АН СССР
Ленинград

Получено 12 V 1991

УДК 019.941 : 002.01 : 581.5

Ю. Балявичене. Синтаксономо-фитогеографическая структура растительности Литвы. — Вильнюс: Мокслас, 1991. 219 с. Т. 1000 экз. Ц. 2 р. 80 к.

B. M. MIRKIN, A. I. SOLOMETSH. *Yu. BALAVITCHENE.* SYNTAXONOMIC AND PHYTOGEOGRAPHIC STRUCTURE OF VEGETATION OF LITHUANIA. 1991

Монография подводит итоги изучения растительности Литвы в контексте эколого-флористической классификации и состоит из 6 глав.

Из главы I «Природные условия и ботанико-географическое положение растительности Литвы» мы узнаем, что естественная растительность занимает примерно 1/3 этой интенсивно освоенной для сельскохозяйственного производства территории, которая находится на стыке океанического и континентального секторов зоны смешанных и хвойно-широколиственных лесов.

Очень важна для понимания содержания книги глава II «Методический подход к выделению синтаксономо-фитогеографической структуры растительных сообществ», которая разбита на 2 раздела — «Метод классификации синтаксонов» (кстати, крайне неудачное выражение, так как классифицируются растительные

сообщества, а синтаксоны — это уже итог иерархической классификации) и «Принципы выделения хорологических групп видов». Автор пишет, что им были использованы принципы классификации флористико-социологического направления, и обосновывает это тем, что синтаксоны «...системы Браун-Бланке позволяют оценивать потенциальные возможности любых природных, полуприродных и культурных фитоценозов. Синтаксономические единицы, выделенные по флористическому принципу, всегда информативны» (с. 10).

Для фитоценологии Литвы подходы Браун-Бланке достаточно традиционны, и в предвоенные годы ими руководствовались ведущие геоботаники этой страны (Dagys, Brundza, Regel). В послевоенный период литовская фитоценология находилась под влиянием принципов эколого-физиономической классификации. В последние 20 лет вновь усилился интерес к эколого-флористическому подходу и появился целый ряд работающих по этому методу исследователей, состоящий как из ученых, использовавших его еще в предвоенный период (Natkevičate-Ivanuskiene, 1983), так и из более молодых специалистов, изучавших этот подход по опыту зарубежных коллег, в первую очередь из Польши, природные условия и растительность которой наиболее близки к литовским (Банджулене, 1976, 1977, 1985; Мотекайтите, 1986а—в; Рашомавичус, 1987а, б; Балявичене, 1988; Синкивичене, 1988).[1]

Автор следует системе классов H. Bottcher (1980), возражая против использования своими коллегами В. Мотекайтите и В. Рашомавичусом крупного класса Rudero-Secalietea Br.-Bl. 1936, который разбит на несколько более мелких и потому экологически и динамически органичных классов. В целом, поскольку в методе Браун-Бланке действует принцип множественности синтаксономических решений и единообразие системы поддерживается на конвенционалистской основе, допустимо использование любой системы классов, в том числе и H. Bottcher, хотя эта система также имеет свои недостатки и не особенно популярна у фитоценологов Германии или ЧСФР.

Отличается от этой системы и синтаксономия, координируемая группой фитосоциологов из Киева, Тольятти, Уфы и других городов, подготовившей «Предварительный продромус растительности СССР» (см. Миркин и др., 1990). Однако сама форма изложения результатов классификации в методе Браун-Бланке, как известно, такова, что допускает взаимопонимание и сотрудничество при нюансах в понимании системы единиц, поскольку незыблем основной принцип классификации и выполняются требования «Кодекса фитосоциологической номенклатуры». В новом варианте синтаксономии, кстати, учтены критические замечания (Миркин, Соломещ, 1990), которые были сделаны по «Кадастру растительности Литвы» (Strazdaite-Balevičiene, 1988).

Некоторые сомнения, как и в цитированном «Кадастре...», по-прежнему вызывает лишь описание автоматизированного метода применения ЭВМ для обработки геоботанических сводных таблиц. В основе метода — кластерный анализ групп видов, сопряженных условиями среды, который выполняется по индексу ТКД. Вряд ли этот метод действительно был широко использован при разработке синтаксономии, где большинство единиц было установлено дедуктивным методом, т. е. подбором описаний под ранее описанные синтаксоны. Новых единиц у литовских ботаников немного, что вполне объяснимо высоким уровнем развития синтаксономии в Польше и других, близких по природным условиям и характеру растительности странах. Один из авторов рецензии (Б. М. Миркин) в период 60—70-х годов затратил много лет на поиск метода классификации с использованием групп сопряженных видов (т. е. на основе R-анализа), им же совместно с Г. С. Розенбергом и Л. Г. Наумовой был предложен и сам коэффициент ТКД (Миркин и др., 1972). Тем не менее пришлось признать, что это направление поиска алгоритма классификации зашло в тупик. На структуру корреляционной

[1] Работы, цитированные автором книги, в библиографию к рецензии не включены.

матрицы влияют структура выборки (которая далеко не всегда репрезентативно отражает структуру растительности), а также широта эколого-фитоценотического диапазона (бета-разнообразие) выборки и множество других факторов. Не случайно немалый опыт, накопленный сегодня европейскими коллегами (см. Миркин, 1989), опирается не на корреляционный анализ, а на определение сходства между описаниями (т. е. Q-анализ). К сожалению, в этом случае компьютеры лишь облегчают, но не заменяют труд фитоценолога, который при установлении синтаксономического ранга руководствуется многими критериями, как бы стоящими за классификацией.

Ю. Белявичене достаточно удачно использовала категории характерных и дифференциальных видов, отказавшись от критерия обязательности характерных видов при установлении ассоциаций. Действительно, этот критерий, несмотря на привлекательность, часто сковывает установление экологических единиц одного масштаба. К сожалению, далеко не всегда просто разделить характерные и дифференциальные виды и при обосновании союзов, порядков и даже классов.

При выделении хорологических групп видов литовские ботаники опираются на фундаментальные исследования М. П. Наткевичайте-Иванускиене, которая развила подход германских ботаников (Jäger, 1960; Meusel, 1969). Количественная представленность хорологических групп видов (ХГВ) оценивалась по формуле Тюксена и Элленберга (Tüxen et al., 1937).

Глава III «Продромус синтаксонов растительности Литвы» занимает 120 страниц книги и является ее наиболее интересной частью. Разнообразие растительности Литвы, по Балявичене, представлено 32 классами, 42 порядками, 74 союзами, 221 ассоциацией и 5 безранговыми сообществами. Многие ассоциации, кроме того, разбиты на субассоциации и варианты. Однако только 72 ассоциации охарактеризованы с использованием таблиц и далеко не для всех включенных в список ассоциаций даны библиографические ссылки. Таким образом, так же как и упомянутый «Кадастр...», настоящая монография носит предварительный характер, что вполне объяснимо, так как литовские фитоценологи предполагают в ближайшее время создать многотомную сводку «Растительность Литвы», где будут охарактеризованы все синтаксоны этой территории. Однако и те таблицы, которые приводит автор, представляют большую ценность для фитоценологии, тем более что после обстоятельных публикаций Мотекайтите и Рашомавичуса по синтаксономии синантропной растительности не было необходимости дублировать их данные. Наиболее полно в монографии охарактеризованы сообщества классов лесной растительности Querco—Fagetea и Vaccinio—Piceetea, которая является и коренным, и преобладающим типом естественной растительности республики. Есть лишь одно замечание к этим в целом хорошо составленным таблицам: напрасно автор ограничилась указанием лишь класса постоянства, нужно было привести еще и обилие для доминантов, так как физиономические критерии вовсе не игнорируются в эколого-флористической системе и в ряде классов (водной и синантропной растительности) играют важную роль.

Разделение списка синтаксонов на части по отдельным классам — видимо, не лучший способ изложения материала, тем более что в некоторых случаях при характеристике небольших классов автору приходится повторяться: после заголовка класса вновь следует его название уже при характеристике синтаксономической структуры. Целесообразно было бы дать сразу весь список синтаксонов в начале главы, указав авторов единиц, а далее упростить изложение материала, используя названия синтаксонов без авторов. Есть и некоторые частные замечания по таблицам и тексту.

1. Нельзя называть сообщества так же, как ассоциации (Nupharetum lutei, Caricetum hartmanii и др.), это вносит путаницу. Сообщества принято называть по виду (или видам) в именительном падеже.

2. В ряде таблиц спутаны «шапки». Так, в табл. 4 вместо союза Caricion gracilis написано название ассоциации Caricetum gracilis, в табл. 17 с названием «Ассоциации союза Alno-Padion» вместе с ассоциациями этого союза помещены ассоциации союзов Quercion robori-petraeae и Carpinion.

Глава IV «Категоризация раритета сообществ, подлежащих охране» посвящена проблеме охраны ценофонда (в понимании В. Н. Тихомирова, 1980). Автор использует 6 категорий раритета — от I (сообщества, уникальные для Советского Союза, редкие для европейского региона, эдификаторы, доминанты и содоминанты которых внесены в «Красную книгу СССР», 1984) до VI (сообщества зональные, сложенные из обычных видов и наиболее типичные для Литвы). К I категории отнесено всего 4 ассоциации (Isoeto—Lobelietum, Caricetum davallianae, Cladietum marisci, Myrico—Salicetum auritae), ко II — 8, к III — 22 ассоциации и сообщества, IV — 6, V — 24, VI — 4. Таким образом, из 226 ассоциаций и безранговых сообществ к подлежащим охране отнесено 67.

Глава V «Фитогеографическая характеристика растительности Литвы» опирается на список видов по хорологическим группам, который был составлен Наткевичайте-Иванускиене и дополнен автором еще 254 видами за счет видов из родов *Hieracium, Taraxacum, Dactylis, Festuca, Glyceria, Calamagrostis.*

Фитогеографический анализ выполнен на разных уровнях — типов растительности (леса, луга, пески, болота, водоемы), некоторых классов и ассоциаций. При этом, увы, акцент сделан не на классы, а именно на крупные типы, в составе которых теряются, скажем, различия растительности классов хвойных и широколиственных лесов. К тому же анализ фитогеографических спектров классов проводится только для характерных и дифференциальных видов (при очевидной условности этих групп) и не может заменить полного анализа флоры или хотя бы основных ценозообразователей (с постоянством в ассоциациях выше 20%). Наконец, вообще, когда выборка имеет объем 3—5 видов, рассуждения о спектрах и процентном участии просто рискованны. Как рассчитывались спектры фитогеографической структуры по ассоциациям, автор не поясняет, но, видимо, использует весь список выявленных видов. Это повышает ценность проведенного анализа 33 ассоциаций.

В главе VI «Теоретические аспекты применения фитогеографического метода» показаны возможности динамической интерпретации спектров ассоциаций, описанных в главе V. Так, автор полагает, что низкая доля адвентивных видов позволяет рассматривать сообщества Arrhenatheretum medioeuropaeum как природные, а сообщества ассоциации Brizetum mediae, напротив, как сингенетическую стадию развития сообществ, насыщенную видами-пришельцами. Автор выявляет различия у сообществ одной ассоциации в разных частях ее ареала на территории Литвы (изучалось 4 ассоциации: Caricetum gracilis, Aveno-Medicagetum falcatae, Ledo-Pinetum, Eu-Piceetum). Установлена тенденция снижения при продвижении к северу роли европейских и повышения роли евросибирских видов, а также уменьшения участия океанических видов. Эти данные явились подтверждением того, что ассоциация синтаксономии Браун-Бланке — достаточно крупная единица, экологические варианты которой отражаются уже единицами более низкого ранга — от субассоциаций до фаций. Интересен приведенный анализ спектров хорологических групп для установления степени зрелости озер.

Остается пожелать ботаникам Литвы успешной работы над многотомной сводкой о растительности этой интересной территории.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Миркин Б. М. Современное состояние и тенденции развития классификации растительности методом Браун-Бланке. М.: ВИНИТИ АН СССР, 1989. 127 с. (Итоги науки и техники. Сер. Ботаника. Т. 9). — *Миркин Б. М., Наумова Л. Г., Соломещ А. И.* Синтаксономия растительности СССР. Первые итоги // Биол. науки. 1990. № 5. С. 90—97. — *Миркин Б. М., Соломещ А. И.* Вклад в синтаксономическое изучение растительности Советской Прибалтики // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1990. Т. 95. Вып. 2. С. 142—143. — *Strazdaite-Balevičiene J.* Lietuvos augalijos sintaksonu Kadastras. Vilnius: Lietuvos TSR Mokslu akad. bot. inst., 1988. 42 S.

Б. М. Миркин, А. И. Соломещ

Башкирский государственный университет
Уфа

Получено 25 III 1991

ХРОНИКА

УДК 061.3 : 581.5

ВСЕСОЮЗНАЯ КОНФЕРЕНЦИЯ «ПОПУЛЯЦИИ РАСТЕНИЙ: ПРИНЦИПЫ ОРГАНИЗАЦИИ И ОХРАНЫ ПРИРОДЫ», ПОСВЯЩЕННАЯ ПАМЯТИ А. А. УРАНОВА

L. B. ZAUGOLNOVA. THE ALL-UNION CONFERENCE «PLANT POPULATIONS: PRINCIPLES OF ORGANIZATION AND PROTECTION OF NATURE», DEVOTED TO THE MEMORY OF A. A. URANOV

Очередная, 4-я по счету конференция памяти профессора А. А. Уранова (в связи с 90-летием со дня рождения) состоялась в г. Йошкар-Ола 4—8 II 1991 г. Она была организована Научным советом «Проблемы экологии и антропогенной динамики биологических систем» на базе Марийского государственного университета (МарГУ). Организаторами конференции, кроме МарГУ, были Марийское отделение ВБО, Государственный комитет по охране природы Марийской республики и Московский педагогический государственный университет им. В. И. Ленина.

Тематика конференции объединяла теоретические исследования и практические разработки, призванные служить делу охраны, восстановления и рационального использования растительности. Конференция (несмотря на различные трудности как финансового, так и политического характера) оказалась довольно представительной. В ней приняли участие 90 человек из 29 городов — от Эстонии до Хабаровска и от Архангельска до Репетека и Ташауза. Здесь присутствовали представители 5 академических и отраслевых институтов, 6 ботанических садов, 16 вузов и 4 заповедников. На пленарных заседаниях было заслушано 14 докладов.

Открыл конференцию ректор МарГУ **В. П. Ившин**. Затем с докладом от имени трех авторов выступила **Л. А. Жукова** (Йошкар-Ола), осветившая основные направления в развитии популяционных концепций А. А. Уранова, она подчеркнула необходимость дальнейшего развития направлений, только формирующихся в недрах современной популяционной экологии растений, таких как соединение генетического и демографического подходов, объединение структурного и вещественно-энергетического аспектов изучения организма и популяций, исследование пространственной организации популяций, разработка алгоритмических популяционных моделей, баз данных и экспертных систем. Доклад **Ю. А. Злобина** и **В. М. Кохановского** (Сумы) был посвящен информационной ценности популяционного анализа в разных его аспектах (включая онтогенетическую и размерную гетерогенность). На примере культурных однолетников авторы продемонстрировали различные варианты популяционных реакций и способы их оценки в зависимости от технологии выращивания. **Н. В. Глотов** (Ленинград) акцентировал внимание на целостном представлении о популяции растений как природном теле, что настоятельно требует соединения генетического и демографического подходов при ее изучении. Докладчик привел интересные материалы, демонстрирующие микроэволюционные процессы в популяциях клевера ползучего под влиянием почвенного загрязнения нефтепродуктами и в результате нарушения почвенного покрова. Надо отметить, что на этой конференции, видимо, впервые

совместно обсуждали научные проблемы демографы и генетики, интересующиеся популяциями растений. **О. В. Смирнова** (Москва) выступила от имени группы исследователей (Р. В. Попадюк, Т. О. Яницкой) с докладом «Пути восстановления популяционной структуры в демутационном комплексе». В основу сообщения было положено представление об элементарной демографической единице у растений, а демутация в лесных сообществах рассматривалась как процесс ее восстановления у всех видов деревьев, кустарников и трав. На примере конкретных заповедных территорий была показана пространственно-функциональная специфика демутации лесных ценозов в связи с разным типом предшествовавшего хозяйственного использования территории и особенностями биологии видов. Развиваемая концепция положена в основу оценки состояния и прогноза развития лесных сообществ. В докладе **И. В. Царика** (Львов) «Изменение структуры и динамики популяций растений Карпат под влиянием антропогенных факторов» нашли отражение типология популяционных реакций при нарушающих воздействиях, а также механизмы, обеспечивающие устойчивое существование видов при антропогенных нарушениях. **О. И. Евстигнеев** (Каневский заповедник) представил интересный материал об отношении к свету и водообеспеченности различных видов лиственных деревьев на организменном уровне в зависимости от возраста растений. Автором предложены шкалы светолюбия, теневыносливости и диапазона продукционных возможностей, что позволяет не только объяснить процессы демутации в лесах, но и прогнозировать их. В совместном докладе **П. Л. Горчаковского** и **В. Н. Зуевой** (Свердловск) освещены вопросы структуры и динамики некоторых редких видов растений в свете особенностей их стратегии: было показано, что исследованные виды астрагалов проявляют свойство эксплерентности, поэтому возникает необходимость принятия специфических (включающих в себя слабые регуляторные воздействия) мер охраны этих видов. Подобный подход, видимо, является назревшим, поскольку он независимо возникает в разных работах, посвященных редким видам. В общем плане этот аспект нашел отражение в докладе группы авторов (**Л. Б. Заугольнова, Л. В. Денисова, С. В. Никитина**) (Москва), которые сделали попытку провести функциональную типологию редких видов растений на основе эколого-биологических свойств на организменном и популяционном уровнях. Авторы связывают эту типологию с методами охраны видовых популяций. В докладе **Г. Т. Кандаловой** (Репетек) нашли отражение связи между жизненной формой растений и стратегией видовых популяций некоторых видов трав, сменяющих друг друга в ходе первичной псаммогенной сукцессии в Каракумах.

На пленарном заседании 5 февраля было представлено 3 доклада. **А. А. Чистякова** (Пенза) в своем сообщении «Мозаичные сукцессии в широколиственных лесах европейской части СССР» остановилась на механизмах восстановительных процессов в лесах в связи с образованием окон разного размера и показала связь хода микросукцессии с размером окон и биоэкологическими свойствами растений. В этом сообщении нашло четкое отражение то обстоятельство, что нарушение пространственной и демографической структуры популяций может представлять угрозу существованию вида на данной территории. Группа авторов (**М. М. Магомедмирзаев, М. Д. Дибиров, А. Д. Хабиров, О. А. Онищенко**) (Махачкала) выступила с докладом «Анализ модульной структуры и продуктивность многолетних бобовых растений». В этом сообщении, которое явилось результатом многоплановой экспериментальной работы по изучению реакций многолетних растений на плотность и варианты условий существования, была показана как видовая, так и сортовая специфика реакций на уровне отдельных модулей (структура и распределение веществ) и организма (соотношение модулей разного типа). Этот аспект изучения природных и культурных популяций растений необходим для отбора сортового материала и прогноза развития растений с разным хозяйственным предназначением. **Н. И. Шорина** (Москва) познакомила аудиторию с оригинальными материалами, де-

монстрирующими особенности популяционного поведения папоротников, и выделила 4 его варианта, связанных с различным пространственно-временны́м распределением гемипопуляций спорофитов и гаметофитов.

Три заседания были посвящены секционным и демонстрационным докладам (всего было образовано три секции). Наиболее многочисленной оказалась секция «Функциональная организация природных популяций и методы популяционного мониторинга», на заседаниях которой были заслушаны практически все исследователи, приехавшие на конференцию с докладами, включенными в программу этой секции (22 доклада). Доклады были чрезвычайно разнообразны по своим направлениям и отражали следующие аспекты изучения популяций растений: генетическую и фенотипическую неоднородность в связи с демографическими процессами, особенности структуры и динамики популяций в основном редких видов трав в условиях антропогенных воздействий и их адаптивное значение, изменение физиологических и биохимических процессов в онтогенезе растений, методы комплексной оценки популяций, особенности популяционной биологии древесных растений и их адаптации к условиям фитоценоза и городской среде. Хочется отметить, что проблемы демографии популяций вызывают интерес, с одной стороны, у генетиков, с другой — у физиологов, а с третьей — у фитоценологов. Во всяком случае на заседании секции прозвучало приветствие представителя синтаксономической школы (М. М. Черосов, Якутск), который призывал к взаимному обмену и обогащению идеями и предложил организовать для молодежи школу по демографии растений, подобную той, что была проведена в Черноголовке по флористической классификации.

На заседаниях секции «Механизмы воздействия экологических и антропогенных факторов на популяции растений» была заслушана серия докладов, в которых рассматривались особенности реакций растений на организменном и популяционном уровнях при различных антропогенных воздействиях (рекреация, изменение экотопического режима, агротехника, загрязнение среды), а также воздействия разных экологических режимов на ценопопуляции и формы их адаптаций к стрессовым условиям (на примере тундр и пустынь). В качестве основных механизмов были выделены адаптации роста на организменном уровне и взаимосвязь онтогенетической и виталитетной структур на популяционном уровне. На этой же секции были представлены коллективные сообщения (Пущино, Москва, Йошкар-Ола) «Экспертные системы экологической оценки на основе анализа сукцессионной нарушенности сообществ» и «База данных по геоботаническим описаниям», где авторы познакомили участников конференции со своими концептуальными подходами к данным проблемам. В перерывах между заседаниями участники конференции с помощью компьютера имели возможность познакомиться непосредственно с фрагментами этих работ.

Работа третьей секции была посвящена популяционным основам сукцессионной динамики и продуктивности сообществ. В одной серии докладов нашли отражение популяционные механизмы, лежащие в основе сукцессионных изменений лесных сообществ (березняков), луговых ценозов (под влиянием выпаса и стогования), а также сообществ на техногенных субстратах (золотоотвалах). В одном из докладов предложен метод оценки степени нарушенности сенокосных угодий с помощью индикаторных видов. Заслуживают внимания и дальнейшего развития работы, ориентированные на выявление связей между развитием популяций разных видов в сообществе, и попытки объяснить специфику сукцессионных процессов особенностями популяционного поведения видов. В другой группе докладов были предложены различные способы оценки и прогноза продуктивности популяций и особей, а также отражена связь между продуктивностью и структурой популяций у многолетних растений разных жизненных форм.

На последнем пленарном заседании участники заслушали обзорные выступления кураторов секций, в которых было отражено и содержание докладов, присланных в оргкомитет, но не прозвучавших на конференции в связи с

отсутствием авторов. **Л. Б. Заугольнова** информировала конференцию о выполнении научно-исследовательской работы по теме 1.1.2. «Организация популяций растений в зависимости от условий среды и антропогенных воздействий», отметив, что основные направления работы были представлены на настоящей конференции. **А. С. Комаров** (Пущино) в своем сообщении остановился на актуальных вопросах создания баз данных и разработки экспертных систем в популяционной экологии, направленных на аккумуляцию знаний и информации для решения как практических, так и теоретических вопросов. С интересным информационным сообщением выступил заведующий лабораторией МарГУ «Эко» **И. П. Зелди**, познакомивший участников с исследованиями, касающимися адаптивной реакции животных на химическое загрязнение воздушной среды.

Участниками конференции были приняты следующие решения.

1. Провести Всесоюзное совещание по демографии растений в 1996 г. в г. Пензе; семинар «Модульная структура растений и продуктивность популяций» в 1991—1992 гг. в г. Москве; школу по демографии растений в г. Пущино в течение ближайших 3 лет; совещание «Популяционные базы данных для растительных объектов» в г. Пущино в 1992—1993 гг.

2. Просить куратора раздела 1.1.2. Общесоюзной программы фундаментальных исследований «Проблемы экологии и антропогенной динамики биологических систем» сформировать рабочие группы для выполнения исследований по следующим проблемам: изучение устойчивости и критического состояния популяций; диагностика состояния популяций и ценозов; разработка популяционных основ сукцессионной динамики сообществ; разработка вопросов модульной организации растений, морфологических и физиологических основ поливариантности их развития; совокупное использование генетического и демографического подходов при анализе пространственно-временно́й организации популяций растений.

3. Создать информационную базу данных, включающую в себя перечень сведений, которыми обладают конкретные исследователи в области популяционной биологии растений.

В заключение конференции была проведена интересная деловая игра, в которую с большим энтузиазмом включились участники конференции.

Л. Б. Заугольнова

Московский государственный педагогический университет

Получено 18 IV 1991

УКАЗАТЕЛЬ «БОТАНИЧЕСКОГО ЖУРНАЛА», Т. 76 (1991)

Обзорные статьи

Оригинальные статьи

Сообщения

Систематические обзоры и новые таксоны

Флористические находки

Методика ботанических исследований

Охрана растительного мира

Числа хромосом

Потери науки

Юбилеи и даты

Критика и библиография

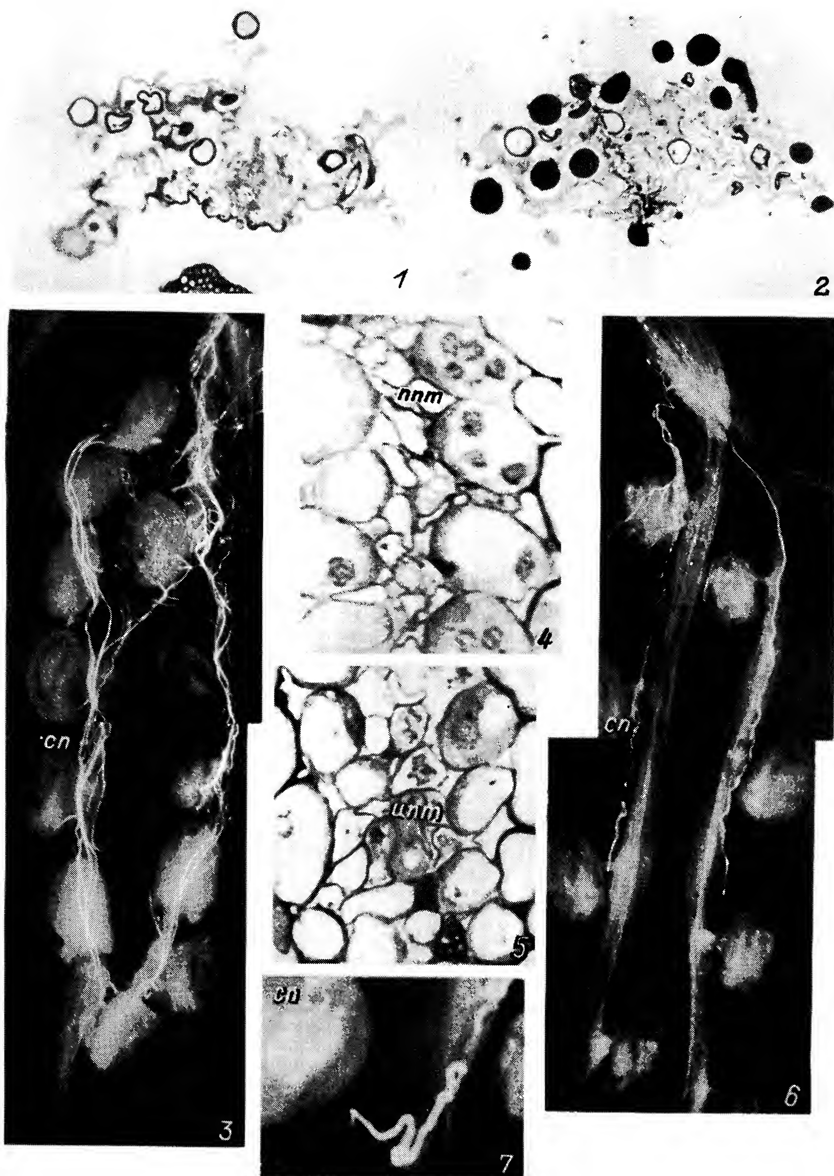
Хроника

Во Всесоюзном ботаническом обществе

CONTENTS

СОДЕРЖАНИЕ

ВНИМАНИЮ РУКОВОДИТЕЛЕЙ ПРЕДПРИЯТИЙ, ОРГАНИЗАЦИЙ И КООПЕРАТИВОВ



Взаимодействие пыльцы и пыльцевых трубок с пестиком люцерны при перекрестном опылении (*1*, *3*, *4*) и принудительном самоопылении (*2*, *5—7*).

1 — срез рыльца из перекрестноопыленного цветка (×400), видны проросшие пыльцевые зерна; *2* — срез рыльца из самоопыленного цветка (×400), большая часть пыльцевых зерен не проросла; *3* — завязь из цветка перекрестноопыленного растения при исследовании в люминесцентном микроскопе (×85); *4* — поперечный срез столбика из цветка перекрестноопыленного растения (×500), в канале столбика видны проросшие пыльцевые трубки; *5* — поперечный срез столбика из цветка самоопыленного растения (×500), видны ингибированные пыльцевые трубки с усиленными отложениями каллозы; *6* — завязь из самоопыленного цветка при исследовании в люминесцентном микроскопе (×85); *7* — аномальная пыльцевая трубка возле семяпочки в завязи самоопыленного цветка (×150). *ипт* — ингибированные пыльцевые трубки, *нпз* — непроросшее пыльцевое зерно, *ппз* — проросшее пыльцевое зерно, *ппт* — проросшие пыльцевые трубки, *сп* — семяпочка.

1/2 I Зак. 1525

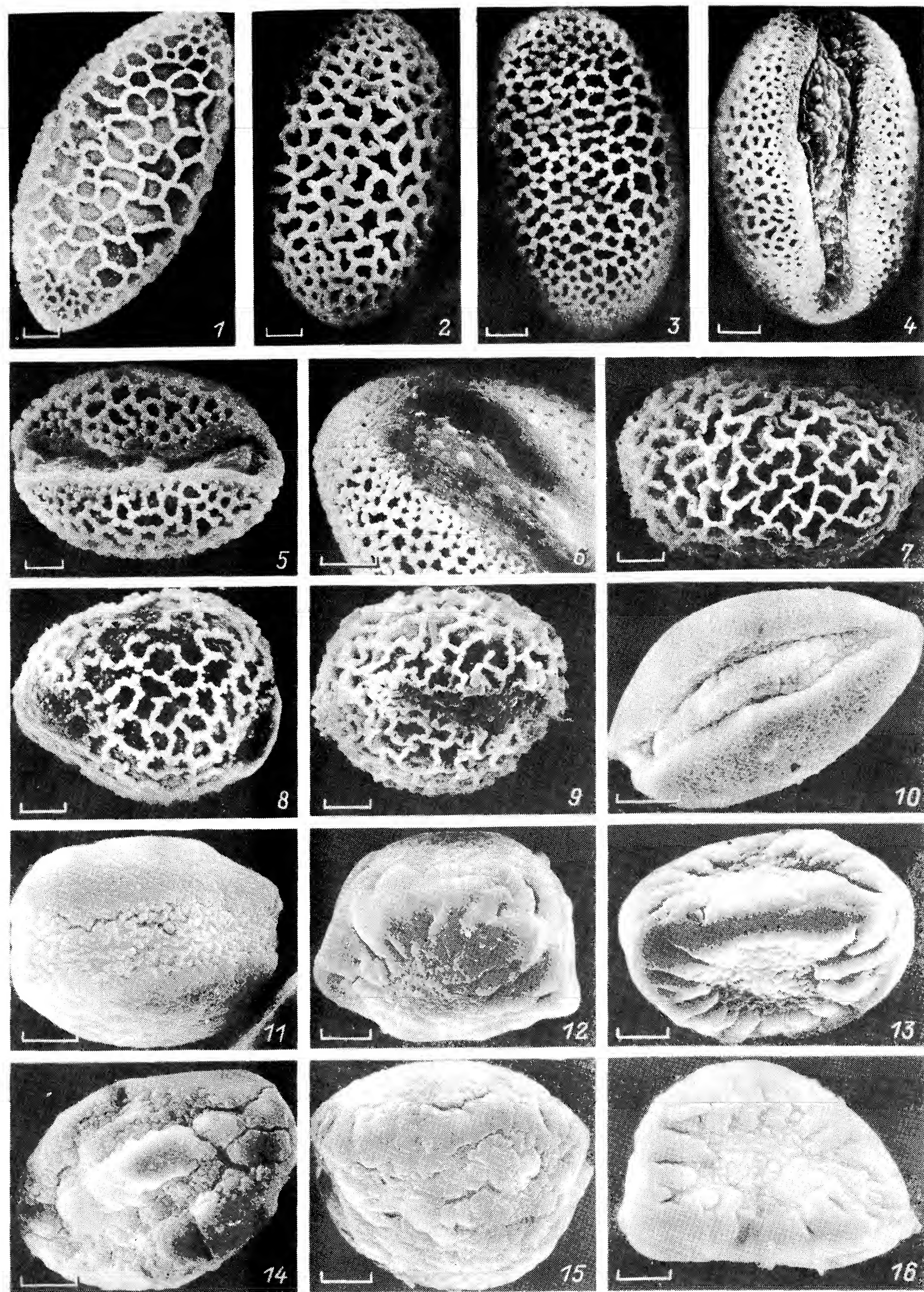


Таблица I. Пыльцевые зерна видов *Lilium* и *Tulipa*.

1 — *Lilium kesselringianum*; *2* — *L. bulbiferum*; *3, 6* — *L. canadense*; *4* — *L. columbianum*; *5* — *L. callosum*; *7—9* — *L. lophophorum*; *10* — *Tulipa cretica*; *11* — *T. uniflora*; *12* — *T. armena*; *13* — *T. agenensis*; *14* — *T. strangulata*; *15* — *T. hungarica*; *16* — *T. praecox*. *1—3* — проксимальная сторона 1-бороздных пыльцевых зерен; *4, 5* — дистальная сторона 1-бороздных пыльцевых зерен; *6* — закругленный конец борозды с бугорчатой мембраной; *8* — 2-поровое пыльцевое зерно; *9* — пыльцевое зерно с укороченной дистальной бороздой; *10, 11* — дистально-1-бороздные пыльцевые зерна; *12—14, 16* — 3-бороздные пыльцевые зерна; *15* — безапертурное пыльцевое зерно. Масштабная линейка: *1—16* — 10 мкм.

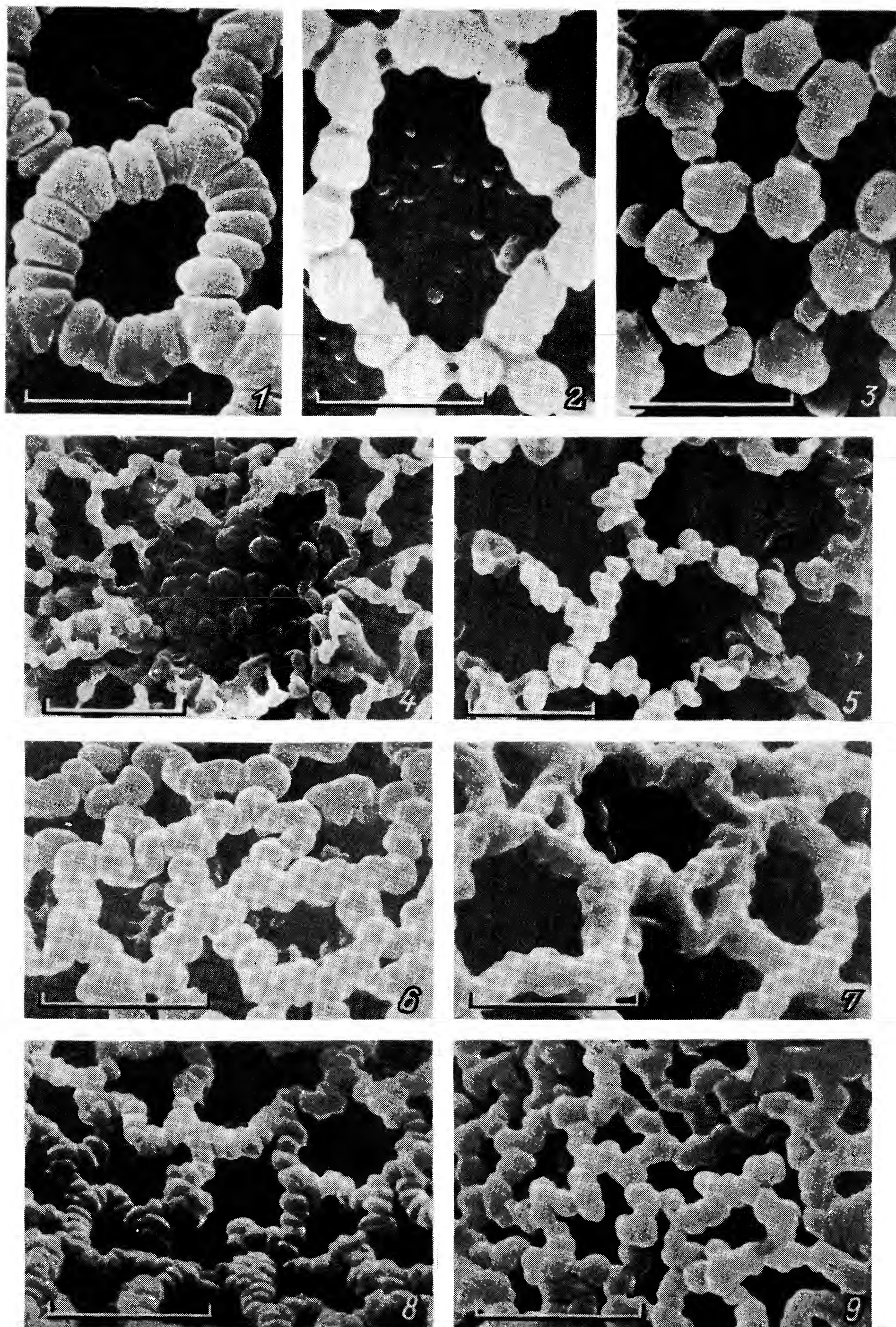


Таблица II. Рисунок поверхности экзины видов *Lilium*, *Nomocharis*, *Cardiocrinum*, *Notholirion*.

1 — *Lilium bulbiferum*; *2* — *L. kesselringianum*; *3* — *L. canadense*; *4*, *5* — *L. lophophorum*; *6* — *Nomocharis farreri*; *7* — *Cardiocrinum cordatum*; *8*, *9* — *Notholirion thomsonianum*. *4* — в центре пора с бугорчатой мембраной. Масштабная линейка: *1*—*9* — 5 мкм.

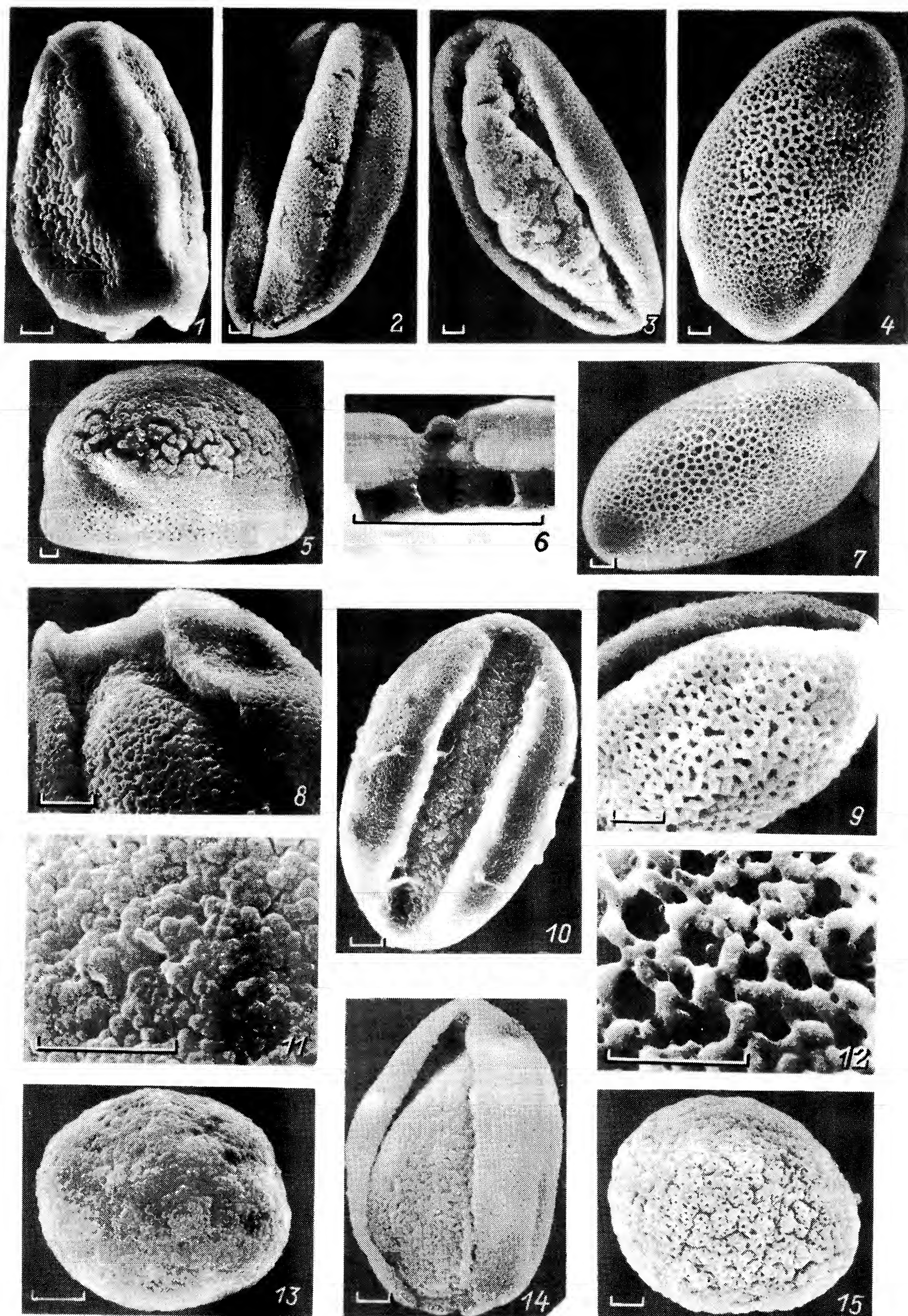


Таблица III. Пыльцевые зерна и структура экзины представителей семейства *Liliaceae*.

1 — Tulipa clusiana; *2, 4, 8 — Erythronium japonicum*; *3, 5, 7 — E. caucasicum*; *6 — Lilium kesselringianum*; *9, 12 — Medeola virginiana; 10 — Tulipa edulis*; *11, 13 — Trillium giganteum*; *14 — Clintonia borealis*; *15 — Scoliopus begelovii*. *1* — латеральные апертуры 3-бороздных пыльцевых зерен; *2, 3, 5, 9, 10, 14* — дистально-1-бороздные пыльцевые зерна; *4, 7* — проксимальная сторона дистально-1-бороздных пыльцевых зерен; *6* — структура эктэкзины; *8* — участок пыльцевого зерна с крышечкой на борозде; *10* — борозда с бугорчатой мембраной; *11* — неравнобугорчатая экзина; *12* — сетчатая экзина; *13* — безапертурное пыльцевое зерно; *14* — борозда с крышечкой. Масштабная линейка: *1—15* — 5 мкм.

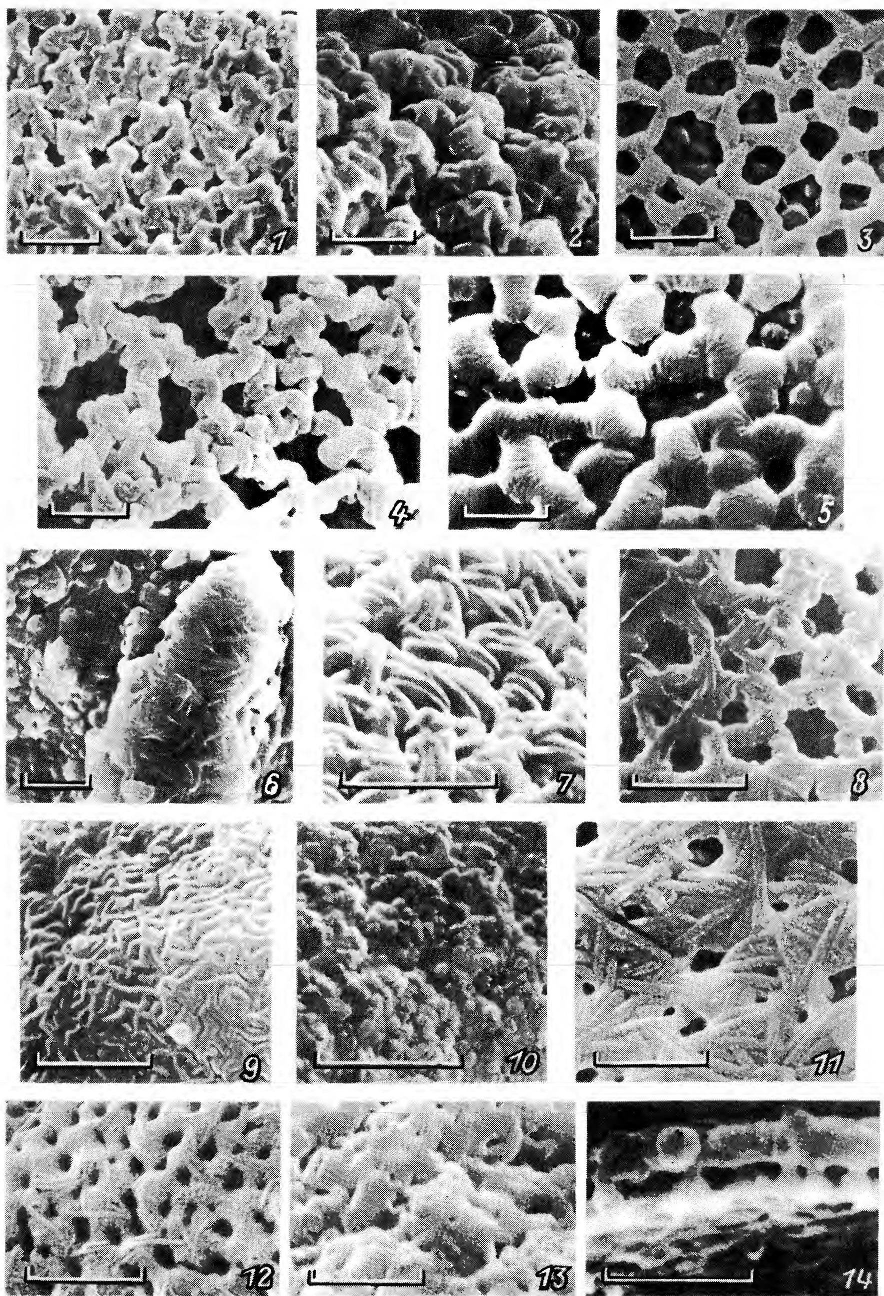


Таблица IV. Поверхности экзины, мембраны борозды и структура экзины пыльцевых зерен видов *Erythronium* и *Tulipa*.

1, 2 — Erythronium americanum; *3, 4 — E. caucasicum*; *5 — E. japonicum*; *6, 14 — Tulipa silvestris*; *7 — T. uniflora*; *8 — T. edulis*; *9 — T. iliensis*; *10 — T. clusiana*; *11 — T. cretica*; *12 — T. orphanidea*; *13 — T. hungarica*. *1* — мелкосетчатая экзина; *2* — поверхность мембраны борозды; *3, 4, 8* — сетчато-переплетенно-струйчатая экзина; *5* — сетчатая экзина; *6* — участок борозды с оперкулумом; *7, 11, 12* — мелкосетчато-струйчатая экзина; *9, 13* — ямчато-складчатая экзина; *10* — мелкобугорчатая экзина; *14* — скол через мелкосетчато-струйчатую экзину. Масштабная линейка: *1—14* — 2.5 мкм.

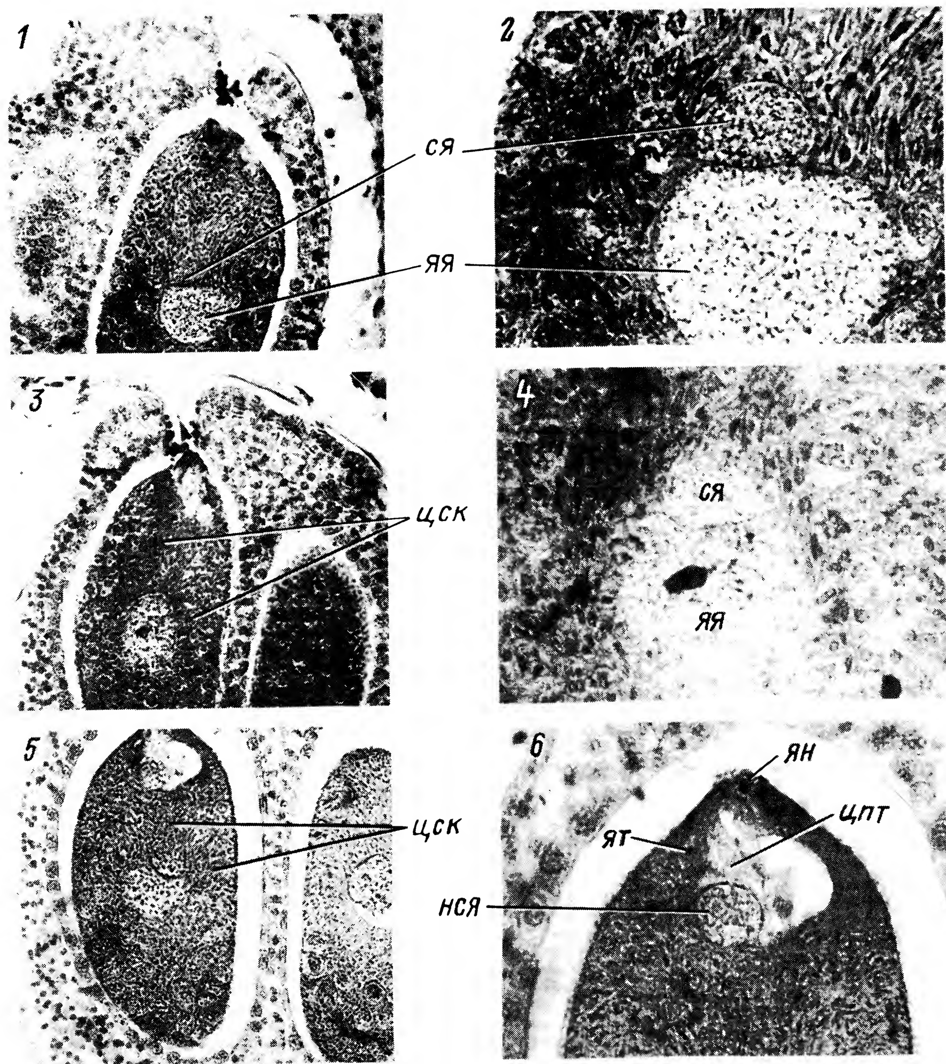
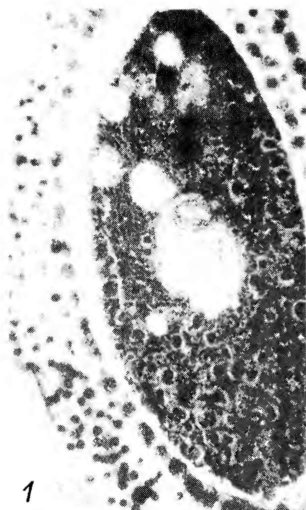
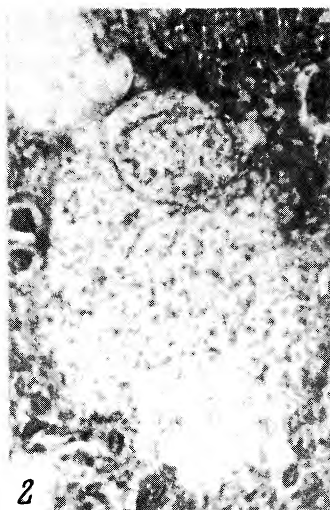


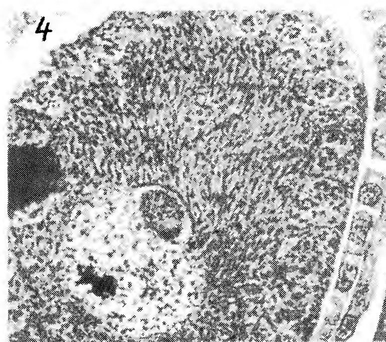
Таблица I. Оплодотворение у *Picea abies*.

1—5 — контакт спермиевого ядра и ядра яйцеклетки; *3—5* — тяж цитоплазмы спермиевой клетки в период контакта половых ядер; *6* — нефункционирующее спермиевое ядро, ядра трубки и ножки и цитоплазма пыльцевой трубки в приемной вакуоли яйцеклетки. *нся* — нефункционирующее спермиевое ядро; *ся* — спермиевое ядро; *цпт* — цитоплазма пыльцевой трубки; *цск* — цитоплазма спермиевой клетки; *яя* — ядро яйцеклетки; *ян* — ядро ножки; *ят* — ядро трубки.
1, 3, 5 — ×140; *2, 4* — ×630; *6* — ×420.











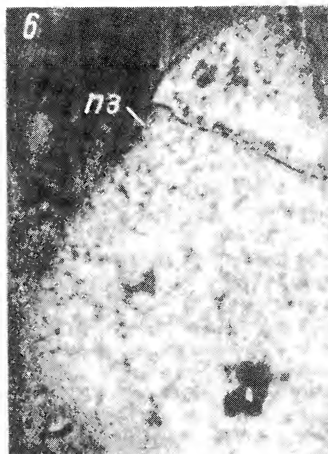


Таблица II. Этапы слияния спермиевого ядра с ядром яйцеклетки (*1—6*).
— перинуклеарная зона вокруг объединяющихся половых ядер. *1* — ×200; *2, 6* — ×900; *3, 5* — ×140; *4* — ×420.

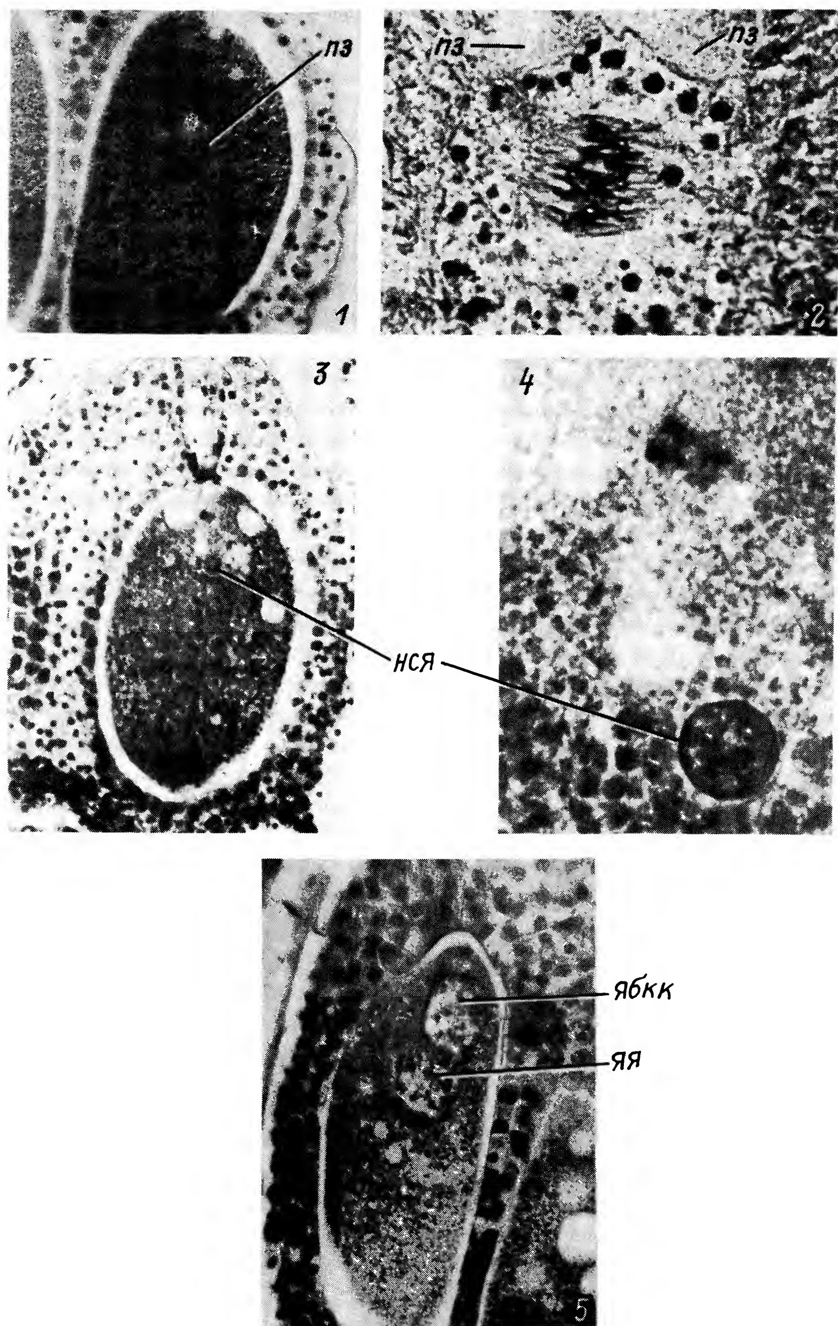


Таблица III. Деление зиготы. Аномалии оплодотворения.

1, 2 — ранняя анафаза деления зиготы; *3, 4* — нефункционирующее спермиевое ядро в цитоплазме яйцеклетки; *5* — предполагаемое слияние ядер брюшной канальцевой клетки и яйцеклетки. *ябкк* — ядро брюшной канальцевой клетки; остальные обозначения те же, что и в табл. I и II. *1, 5* — ×140; *2, 4* — ×630; *3* — ×100.

Индекс
70658

ISSN 0006—8136 *Ботанический журнал.* 1991. Т. 76. № 12. 1641—1816.